

SÉRIE A N° 1351.

N° D'ORDRE : 2220.

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

G. DINULESCU

Assistant à l'Université de Bucarest.

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES SUR LA BIOLOGIE DES
GASTROPHILES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le *13* mars 1932, devant la Commission d'examen.

MM. M. CAULLERY..... *Président.*

A. GUILLIERMOND. }
L. JOLEAUD..... } *Examineurs.*

PARIS

MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS

120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN

1932

SÉRIE A N° 1351.

N° D'ORDRE : 2220.

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

G. DINULESCU

Assistant à l'Université de Bucarest.

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES SUR LA BIOLOGIE DES
GASTROPHILES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le mars 1932, devant la Commission d'examen.

MM. M. CAULLERY..... *Président.*

A. GUILLIERMOND.)
L. JOLEAUD.....) *Examineurs.*

PARIS

MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS

120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN

—
1932

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen..... C. MAURAIN, *Professeur*, Physique du globe.
Doyen honoraire M. MOLLIARD.

Professeurs honoraires. { H. LE CHATELIER.
H. LEBESQUE.
A. FERNBACH.
A. LEDUC.
E. HÉROUARD.
ÉMILE PICARD.
RÉMY PERRIER.

N..... Mécanique physique et expérimentale.
E. GOURSAT Analyse supérieure et algèbre supérieure.
P. JANET..... Électrotechnique générale.
F. WALLERANT Minéralogie.
P. PAINLEVÉ Mécanique analytique et mécanique céleste.
M. CAULLERY Zoologie (Évolution des êtres organisés).
Émile BOREL Calcul des probabilités et physique mathém.
H. ABRAHAM Physique.
M. MOLLIARD Physiologie végétale.
E. CARTAN Géométrie supérieure.
Gabriel BERTRAND Chimie biologique.
Jean PERRIN Chimie physique.
L. LAPICQUE Physiologie générale.
M^{me} P. CURIE Physique générale et radioactivité.
G. URBAIN Chimie générale.
L. MARCHIS Aviation.
E. VESSIOT Théorie des fonctions et théorie des transformations.

Professeurs { A. COTTON Physique générale.
J. DRACH Application de l'analyse à la géométrie.
Charles FABRY Physique.
R. LESPIEAU Théories chimiques.
P. PORTIER Physiologie comparée.
Charles PÉREZ Zoologie.
É. BLAISE Chimie organique.
P.-A. DANGEARD Botanique.
Léon BERTRAND Géologie structurale et géologie appliquée.
E. RABAUD Biologie expérimentale.
G. JULIA Calcul différentiel et calcul intégral.
Paul MONTEL Mécanique rationnelle.
V. AUGER Chimie appliquée.
P. WINTREBERT Anatomie et histologie comparées.
O. DUBOSCQ..... Biologie maritime.
Eugène BLOCH Physique théorique et physique céleste.
A. MAILHE Étude des combustibles.
L. LUTAUD..... Géographie physique et géologie dynamique.
Henri VILLAT..... Mécanique des fluides et applications.
Ch. JACOB Géologie.
P. PASCAL Chimie minérale.
Léon BRILLOUIN Théories physiques.
E. ESCLANGON..... Astronomie.
H. BÉNARD..... Mécanique expérimentale des fluides.
MAUGUIN Minéralogie.
L. BLARINGHEM Botanique.
A. GUILLIERMOND..... Botanique (P. C. N.).
A. DENJOY Calcul différentiel et calcul intégral.
A. DUFOUR..... Physique (P. C. N.).



E. PÉCHARD..... Chimie (Enseig^t P. C. N.).
A. GUILLET Physique.
M. GUICHARD Chimie minérale.
A. MICHEL-LÉVY Pétrographie.
A. DEREIMS Géologie.
H. MOUTON Chimie physique.
L. DUNOYER..... Optique appliquée.
M. JAVILLIER Chimie biologique.
ROBERT-LÉVY ... Zoologie.
A. DEBIERNE..... Radioactivité.
E. DARMOIS Physique.
G. BRUHAT..... Physique.
F. PICARD..... Zoologie (Évolution des êtres organisés).
L. JOLEAUD Paléontologie.
M. FRÉCHET Calcul des Probabilités et phys. math.

M^{me} RAMART-LUCAS. Chimie organique.
BÉGHIN..... Mécanique théorique des fluides.
FOCH Mécanique expérimentale des fluides.
PAUTHENIER Physique (P. C. N.).
VILLEY Mécanique physique et expérimentale.
DE BROGLIE Théories physiques.
LABROUSTE..... Physique du Globe.
FREUNDLER Chimie (P. C. N.).
PRENANT Zoologie.
P. JOB Chimie générale.
CHRÉTIEN..... Optique appliquée.
BOHN..... Zoologie (P. C. N.).
BOUGUEL Chimie (P. C. N.).
COMBES Sciences nat. (P. C. N.).
GARNIER Mécanique rationnelle
..... A. PACAUD.

Secrétaire.....

A MONSIEUR E.-L. BOUVIER

*Professeur au Muséum,
Membre de l'Institut.*

et à

MONSIEUR M. CAULLERY,

*Professeur à la Sorbonne,
Membre de l'Institut.*

TÉMOIGNAGE DE MA PROFONDE ADMIRATION
ET RESPECTUEUSE RECONNAISSANCE

A MON CHER MAITRE

I. CIUREA,

*Membre correspondant de l'Académie Roumaine; Professeur à la Faculté
de Médecine Vétérinaire de Bucarest.*

TÉMOIGNAGE DE MON PROFOND RESPECT
ET DE MA TRÈS VIVE RECONNAISSANCE

A MONSIEUR G. IONESCO-BAILA
Directeur des services vétérinaires de Roumanie

et

A MONSIEUR AL. CIUCA
*Professeur à la Faculté de Médecine vétérinaire
de Bucarest.*

MA RECONNAISSANCE POUR LEUR APPUI
ET LEUR ENCOURAGEMENT PRÉCIEUX

*Que mes maîtres de Roumanie veuillent bien trouver ici la marque de ma
profonde gratitude pour leur bienveillante attention.*

*M. J. POENARU, Doyen de la Faculté de Médecine vétérinaire de
Bucarest.*

*MM. P. RIEGLER, G. UDRISKY, GR. SLAVU, R. VLADESCO,
G. CONSTANTINESCO, M. FALCOIANU et G. ILIESCO, Profes-
seurs à la Faculté de Médecine vétérinaire de Bucarest.*

*MM. D. VOINOV et POPOVICI BAZNOSANU, Professeurs à
la Faculté des Sciences de Bucarest.*

M. G. ZOTTA, Professeur à la Faculté de Médecine de Bucarest.

RECHERCHES SUR LA BIOLOGIE DES GASTROPHILES

ANATOMIE, PHYSIOLOGIE, CYCLE ÉVOLUTIF

Par G. DINULESCU

SOMMAIRE

INTRODUCTION, 3.

HISTORIQUE, 6.

GÉNÉRALITÉS, 9.

Caractères principaux servant à la détermination des espèces (Tableau de détermination des adultes, 10 ; Tableau de détermination des larves, 11).

PREMIÈRE PARTIE MORPHOLOGIE ET ANATOMIE

A. Adulte.

MORPHOLOGIE EXTERNE. — *Variation de quelques caractères morphologiques extérieurs*, 13.

ANATOMIE. — *Appareil digestif*, 15 (intestin antérieur, 16 ; pharynx, œsophage, 17 ; intestin moyen, 17 ; intestin postérieur, 18).

Appareil respiratoire, 19 ; organes génitaux, 20.

B. Larve.

MORPHOLOGIE EXTERNE, 21 ; larve au 1^{er} stade, 22 ; larve au 2^e stade, 26 ; larve au 3^e stade, 30 ; puparium et nymphe, 32.

ANATOMIE. — *Appareil digestif*, 33 (bouche et armature céphalo-pharyngienne, 34 ; pharynx, 35 ; œsophage, 37 ; proventricule, 37 ; intestin moyen, 38 ; intestin postérieur, 39 ; glandes salivaires, 40).

Appareil respiratoire : au 1^{er} stade, 42 ; aux 2^e et 3^e stades, 45 (stigmates non fonctionnels, 45 ; trachées et trachéoles, 46 ; glandes pérstigmatiques, 49).

Tissu adipeux, 51.

Organe rouge, 54 ; *cellules trachéales*, 54 (historique, 54 ; évolution de l'organe rouge chez la larve au 1^{er} stade, 58 ; évolution de l'organe rouge chez la larve au 2^e stade, 60 ; relation entre le protoplasme des cellules grasses et celui des trachées et des trachéoles, 61 ; l'organe rouge chez la larve au 3^e stade, 63 ; terminaison des trachéoles dans le cytoplasme des cellules de l'organe rouge, 64).

Autres cellules trachéales chez les larves des Gastrophiles, 65 [cellules périgénitales, 65 ; cellules trachéales sous-cutanées (œnocytes), 66].

Les cellules trachéales sous-cutanées sont-elles des œnocytes ?, 70.

Résumé des observations sur les cellules de l'organe rouge et les autres cellules trachéales, 71.

Développement des gonades, 72.

APPENDICE A LA PREMIÈRE PARTIE. — *Anomalies ou monstruosité : chez l'adulte*, 74 ; *chez la larve*, 76.

DEUXIÈME PARTIE

PHYSIOLOGIE

DIGESTION, 79. — *Action de la sécrétion des glandes salivaires*, 80.

Physiologie de l'intestin, 83.

Digestion du sang, 85.

RESPIRATION, 87.

Aérobiose, 90 (absorption de l'oxygène, 91 ; émission du CO_2 , 92 ; intensité de la respiration, 93).

Métabolisme respiratoire, 93 (intensité respiratoire au cours du développement, 94 ; variation expérimentale de l'intensité respiratoire, 95).

Anaérobiose, 97 (observations sur le comportement des larves dans les milieux privés de CO_2 , 98 ; émission de CO_2 , 99).

TYROSINASE, 101. — *Étude quantitative de la tyrosinase au cours du développement*, 102 (dosage oxydimétrique de la tyrosinase, 104 ; la tyrosinase dans les différents organes, 108 ; la tyrosinase chez des larves en inanition, 108).

Discussions sur le rôle de la tyrosinase, 108.

MÉTABOLISME NUTRITIF. — *Transformation de l'hémoglobine*, 110 (les dérivés de l'hémoglobine dans les différents organes, 112 ; le fer, 113).

Glycogène et acide lactique, 114 (analyse du glycogène au cours du développement, 115 ; analyse de l'acide lactique au cours du développement, 116 ; le glycogène et l'acide lactique pendant l'anaérobiose et l'inanition, 117 ; le glycogène et l'acide lactique dans le métabolisme cellulaire et anaérobiose, 119 ; métabolisme nutritif chez l'*Ascaris* et la larve de *Gastrophile*, 120).

Discussions, conclusions, 122.

TROISIÈME PARTIE

CYCLE ÉVOLUTIF

BIOLOGIE DE L'ADULTE (observations sur le vol et la durée de vie, 126).

LA PONTE ET LES ŒUFS, 127. — *Incubation et éclosion des larves au 1^{er} stade*, 130 (facteurs déterminant l'éclosion des larves de *G. intestinalis*, 131 ; éclosion des larves chez d'autres espèces de *Gastrophiles*, 134).

AUTO-INOCULATION DES LARVES AU 1^{er} STADE, 135 (observation sur l'évolution des larves au 1^{er} stade de *G. inermis*, 136 ; développement expérimental des larves de *G. intestinalis*, 137).

MIGRATION DES LARVES AU 2^e STADE, 139 (observation sur le développement des larves de *G. meridionalis*, 140).

DÉVELOPPEMENT DES LARVES AU 3^e STADE, 142.

Observations sur la nymphose, 144 (éclosion des adultes, 145).

Comparaison du cycle évolutif des *Gastrophiles* et d'autres *Cestrides*, 146.

OBSERVATION SUR L'ADAPTATION DES GASTROPHILES
ET AUTRES CESTRIDES

Spécificité parasitaire, 149.

Caractères adaptatifs chez l'adulte, 150.

Caractères adaptatifs chez la larve, 151.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES, 159.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE, 172.

EXPLICATIONS DES PLANCHES, 181.

INTRODUCTION

Les Œstrides, à part quelques études parasitologiques concernant des observations de systématique, l'action pathologique et le cycle évolutif, n'ont jamais fait l'objet d'une étude biologique spéciale. Parmi ces parasites, les Gastrophiles se sont montrés particulièrement difficiles pour se prêter à des recherches approfondies. La difficulté pour trouver les éléments nécessaires et pour suivre les stades successifs de l'évolution a empêché la réalisation d'une étude complète. Toutes celles qui ont été faites sont restées partielles. Si on a pu quelquefois observer facilement les larves âgées, il y a toujours eu des difficultés pour trouver les jeunes stades larvaires, et il a même été impossible d'étudier les adultes. D'autre part, la lente évolution de ces larves parasites sur de gros animaux comme les Équidés a contribué à rendre irréalisable l'entreprise de toute étude expérimentale. Dans l'étude pathologique, certains points n'avaient pas été envisagés. Ainsi, au cours des deux dernières années, l'étude des différents stades larvaires nous a amenés à établir que l'affection de Dermatite estivale des joues du Cheval était causée par les larves de *Gastrophilus inermis* et que certaines tumeurs intestinales étaient produites par les larves secondaires de *Gastrophilus meridionalis*.

Pour moi-même, les recherches à ce sujet, commencées en Roumanie depuis 1925, n'ont été menées à bien qu'après une certaine persévérance et en reprenant chaque année à la saison propice l'étude du cycle évolutif de ces parasites. Avec l'ensemble de ces recherches, nous n'avons pas la prétention de présenter une étude complète, car il y aurait encore à éclaircir quelques points de l'évolution de certaines espèces et beaucoup à ajouter à l'étude physiologique.

A Paris, cette étude, reprise au laboratoire de parasitologie

de la Faculté de médecine, a été achevée au laboratoire d'évolution des êtres organisés de la Faculté des sciences de Paris.

Dans ce laboratoire, où s'est élaborée la plus grande partie de ce travail, j'ai trouvé l'accueil le plus sympathique en même temps qu'une installation matérielle parfaite. Les précieuses directives de M. le professeur CAULLERY et les conseils éclairés de M. le professeur PICARD m'ont aidé pour une grande part à avancer mes recherches. Je leur renouvelle ici l'assurance de ma profonde reconnaissance.

Au laboratoire d'entomologie du Muséum, où j'ai fait un stage de quelques mois, M. le professeur E.-L. BOUVIER n'a cessé de manifester un intérêt constant pour mes recherches, dont il a bien voulu accepter la publication dans les *Annales des Sciences naturelles*; je lui garde ma plus vive reconnaissance. En la personne de M. E. SEGUY, assistant à ce laboratoire, j'ai trouvé un appui que j'ai beaucoup apprécié et dont je le remercie.

J'exprime ici toute ma gratitude au professeur E. BRUMPT, directeur du laboratoire de parasitologie, et au Dr M. LANGERON, pour leur aide précieuse et le bienveillant accueil qu'ils ont fait à certaines de mes publications dans les *Annales de Parasitologie*. Je n'oublie pas l'amitié cordiale du Dr GAILLARD, chef de travaux.

A mon maître, M. le professeur I. CIUREA, de la Faculté de médecine vétérinaire de Bucarest, qui n'a ménagé ni son temps ni sa peine pour m'initier à la recherche scientifique et qui a suivi pas à pas la marche de mon travail, je renouvelle l'assurance de ma profonde reconnaissance.

Pour les aides matérielles du ministère d'Agriculture de Roumanie, je remercie M. IONESCO BRAILA, directeur des Services vétérinaires, et M. A. CIUCA, professeur à la Faculté de médecine vétérinaire de Bucarest, dont les vifs encouragements sont toujours grandement appréciés par notre jeunesse scientifique.

Je dois à la Société entomologique de France et à la Faculté des sciences de Paris un puissant encouragement par les prix qui m'ont été décernés : Prix Passet, 1930 (Société entomo-

logique de France) et Prix Trémont, 1931 (Faculté des sciences de Paris).

M. A. HENRY, professeur à Alfort, a bien voulu mettre à ma disposition les riches collections de son laboratoire; je l'en remercie vivement.

Je dois à M. AVEL, chef de travaux au laboratoire d'évolution, d'utiles renseignements; je l'en remercie vivement et lui garde mon meilleur souvenir, ainsi qu'à M^{lle} BLOCH, pour leur agréable compagnie.

Je suis encore reconnaissant au D^r BLANCHARD, des abattoirs de Vaugirard, avec le concours duquel j'ai pure cueillir les éléments nécessaires à mes recherches et conduire à bien une partie des recherches de physiologie. Au D^r RAIMOND, directeur des abattoirs, je garde également ma reconnaissance pour son aimable autorisation.

Enfin je tiens à rendre hommage aux talents de M. ALBERT PATÉRON, chef d'atelier au laboratoire d'évolution, et à M^{me} PATÉRON, pour l'intelligence avec laquelle ils ont pris soin de mes élevages et de la partie matérielle de mes expériences.

HISTORIQUE

Sur l'historique des Œstrides jusqu'en 1900, il y a deux publications qui nous donnent des renseignements précieux : ce sont l'étude de MOULÉ (1908) sur *Les Parasites dans l'antiquité*, et la thèse de GUYOT (1901), *Contribution à l'étude des larves des Gastrophiles*. D'après le premier auteur, les Œstrides adultes connus dans l'antiquité étaient toujours confondus avec les Tabanides. Des larves d'Hypoderme et de *Gastrophilus* étaient également connues et considérées comme des animaux étranges. Le deuxième auteur nous apprend que c'est vers la fin du XVIII^e siècle qu'apparaissent quelques études spéciales. Ainsi MALPIGHI (1697) décrit une larve provenant de l'estomac d'un Ane.

VALLISNERI (1710) fait paraître un travail sur les Œstrides et ajoute quelques détails sur l'histoire du Gastrophile du Cheval.

La première publication intéressante date de 1789. Dans l'étude de BRACY-CLARK, on trouve un ensemble de détails sur plusieurs Œstrides.

Plus tard, vers 1865, NUMAN donne des détails intéressants sur les larves d'Œstrides qui séjournent dans l'estomac des Solipèdes. Une première étude sur l'anatomie générale des Œstrides fut celle de SCHRÖDER (1845), puis de JOLY (1846), qui s'occupa spécialement de *G. intestinalis*. Ce dernier fit ses recherches sur les larves de *G. hæmorrhoidalis*, SCHEIBER (1897) et MEINERT (1861) donnent également quelques détails sur l'anatomie et la physiologie des larves des Œstrides. Mais le travail le plus important de cette époque est la monographie de BRAUER (1863) ; c'est la publication la plus complète en documentation générale sur tous les Œstrides. Depuis cette époque jusqu'à nos jours, il y a d'abord eu les travaux d'ENDERLEIN (1898) et PRENANT (1900) concernant la morpho-

logie de l'appareil respiratoire et spécialement l'étude des cellules trachéales, organes spéciaux aux Gastrophiles. Je cite encore la thèse de GUYOT (1901), qui rassemble les quelques faits encore très réduits existant jusqu'ici sur les premières phases du développement larvaire. VANEY (1902), dans sa thèse sur la métamorphose de quelques Diptères, apporte des détails importants sur la métamorphose des Œstrides. En 1918, HADWEN et CAMERUN font mieux connaître les premiers stades larvaires de *G. intestinalis*, *G. hæmorrhoidalis* et *G. nasalis*. ROUBAUD (1918), la même année, donne des indications sur le mode de pénétration des jeunes larves à l'intérieur du tube digestif des hôtes. HENRY (1909) étudie le dernier stade larvaire de *G. inermis* (1), en même temps GEDOELST (1919-1923) recueille de différents côtés des observations de systématique. HOBMEYER (1928) donne des détails précieux sur les débuts du développement de *G. pecorum*.

Au point de vue pathologique, les observations publiées dernièrement montrent une diversité de plus en plus complexe, qui s'accroît au fur et à mesure qu'on cherche à étudier le développement de ces parasites. En dehors des lésions classiques produites par les larves âgées dans le tube digestif des Solipèdes, la myiase rampante (*creeping disease*) chez l'Homme est produite par les larves primaires des Œstrides et souvent par celles des Gastrophiles. Dernièrement, nous avons trouvé que les larves de *Gastrophilus inermis* sont la cause de la dermatite estivale des joues du Cheval et que les larves secondaires du *Gastrophilus meridionalis* causent certaines tumeurs dans l'intestin grêle du Cheval. Une partie de nos conclusions concernant les premiers phénomènes du développement des Gastrophiles ont déjà fait l'objet de plusieurs publications.

Jusqu'à présent, des données sur les phases du cycle évolutif restaient toujours incomplètes pour ces animaux. En mettant à part le travail de PRENANT, concernant les cellules trachéales, et celui de KEMNITZ, qui attaque le problème

(1) Dans un tableau dichotomique pour la détermination des larves des Gastrophiles, BRAUER (1896) signale la larve au 3^e stade de *Gastrophilus inermis*.

d'une anaérobiose des larves, au point de vue anatomique et physiologique, il restait encore un large terrain à défricher.

C'est de ces deux problèmes, d'une part le développement, d'autre part l'anatomie et la physiologie, que nous nous sommes préoccupés dans les recherches qui constituent ce travail.

GÉNÉRALITÉS

Les Gastrophiles sont des Diptères parasites du groupe des Œstrides gastriques, dont les larves présentent la particularité de se développer dans le tube digestif des Solipèdes.

Le présent travail se rapporte aux espèces :

Gastrophilus intestinalis (de Geer), *Gastrophilus hæmorrhoidalis* (L.), *Gastrophilus nasalis* (Clark), *Gastrophilus pecorum* (Fbr.), *Gastrophilus inermis* (Br.), et à deux formes isolées connues seulement à l'état larvaire : *Gastrophilus meridionalis* (P. et Ew.), *Gastrophilus nasalis* var. *nudicollis* (Gedoelst inédit).

Ces Gastrophiles, qu'ont une vie très courte à l'état adulte et une vie larvaire très longue, sont répandus sur presque toute la surface du globe. Certaines espèces paraissent cosmopolites, tandis que d'autres marquent une nette localisation; ainsi le *Gastrophilus intestinalis*, *G. hæmorrhoidalis* et *G. nasalis* se trouvent partout, alors que *G. pecorum*, signalé en Europe centrale et en Russie, ne se trouve pas en France et dans la partie méridionale de l'Europe. Une autre espèce, *Gastrophilus meridionalis*, dont les larves parasitent les Zèbres en Afrique du Sud, existe également en Espagne, mais ne se signale pas ailleurs. L'adulte fait son apparition pendant la saison chaude, et la femelle dépose ses œufs sur le pelage des Équidés. Les larves éclosent spontanément ou bien attendent d'être enlevées par la bouche de l'animal sur lequel elles se trouvent. Les larves qui présentent un trimorphisme larvaire vivent à l'intérieur du tube digestif depuis la bouche jusqu'à l'anus. Elles parasitent normalement les Chevaux, Anes, Mulets et Zèbres; accidentellement elles peuvent s'attaquer à la peau ou au tube digestif de l'Homme, du Chien, du Lapin, du Porc et même du Vautour. L'état nymphal comme l'état adulte se passent hors de l'hôte.

Nous ajoutons à ces généralités les caractères principaux servant à la détermination des espèces, et comme, parmi les espèces connues de Gastrophiles, certaines ont encore des stades inconnus, soit à l'état larvaire, soit à l'état adulte, nous mettons ces caractères sur deux tableaux, un pour les adultes et l'autre pour les larves.

A. — *GASTROPHILUS* (adulte).

I. Ailes présentant une nervure transverse postérieure. Femelle avec un oviscapte très développé.

a. Ailes hyalines avec des taches noirâtres.

X. Trochanter antérieur III avec un éperon.

G. intestinalis (de Geer).

XX. Trochanter antérieur III sans éperon.

G. inermis (Br.).

b. Ailes hyalines sans aucune tache.

X. Nervure transverse postérieure forte et situé sur la même ligne ou très près de la nervure médiane.

G. nasalis (Clark).

XX. Nervure transverse peu développée et située très loin de la nervure transverse médiane.

G. hæmorrhoidalis (L.).

II. Ailes sans nervure transverse postérieure. Femelles avec oviscapte très court.

a. Ailes avec taches ou entièrement noirâtres.

G. pecorum (Fbr.).

b. Ailes hyalines sans aucune tache.

X. Abdomen aussi large que le thorax.

G. nigricornis (Loew).

XX. Abdomen deux fois plus large que le thorax.

G. lativentris (Loew).

En dehors des espèces citées dans ce tableau, il y en a encore un certain nombre qui nous paraissent ne pas avoir une détermination précise ; la plupart de ces espèces semblent être des variations individuelles des espèces citées plus haut. Toutes ont été décrites sur un exemplaire unique et d'un seul genre ou sur des exemplaires mal conservés ou incomplètement développés. A part le *G. pecorum* var. *zebræ* (Rodh. et Beq.), aucune de ces espèces n'est décrite à l'état larvaire. Ainsi : *G. asinus* ♀ (Brauer) est rapprochée par A. Lutz (1927) de *G. intestinalis*. Roubaud (1914) estime que cette espèce est une forme géographique de *G. intestinalis* (de G.).

G. magnirostris (Bezzi) ♀ se rapproche également de *G. intestinalis*,

duquel il se distingue par la nuance un peu plus foncée de la coloration du corps. Il présente encore un caractère spécial : le troisième article de l'antenne est plus gros et plus foncé comme couleur. Ces deux formes sont signalées comme parasites de l'Ane et du Mulet.

G. albescens ♂ (Pleske), d'après l'exemplaire qui existe dans la collection du Muséum d'Histoire naturelle de Paris, nous semble appartenir à l'espèce *G. nasalis* (L.), en présentant une coloration plus claire.

G. flavipes ♀ (Olivier) se rapproche beaucoup de *G. hæmorrhoidalis*, duquel il se distingue seulement par la coloration plus foncée des pattes.

G. pecorum var. *zebræ* (Rodh. et Bequaert) est reconnu insuffisamment décrit par les auteurs même qui le signalent.

G. intestinalis var. *bengalensis* (Macquart) est identifié par PATTON (1920) comme un *G. intestinalis* de petite taille.

G. Crossi ♀ (Patton) se rapprocherait beaucoup de *G. nasalis*.

G. subjacens (Walk.) est considéré par EWANS (inédit) comme (1) identique au *G. nasalis* (Clark).

Enfin on signale encore *G. vulpecula* (Pleske) (1925) et *G. epilepsalis* (Franch, 1900), dont la description est également incomplète.

B. — *GASTROPHILUS* (larve).

I. Une seule rangée d'épines sur les segments.

- a. Épines existant sur tous les segments depuis le 2^e jusqu'au 11^e.

G. nasalis (Clark).

X. Sur la face ventrale du 3^e segment.

G. nasalis var. *nudicollis* (Gedoelst).

XX. Sur les 3^e et 4^e segments, qui sont complètement glabres.

G. meridionalis (P. et Ew.).

Dans les deux premières espèces, les épines sont souvent disposées en deux rangées sur la partie dorsale du 3^e segment.

II. Deux rangées d'épines sur les segments.

- a. Épines avec la base très large et la pointe très peu effilée.

G. inermis (Br.).

- b. Épines avec la base réduite et la pointe très effilée. Sur le milieu de la face dorsale, la rangée est interrompue sur le 11^e segment.

G. intestinalis (de G.).

X. Les épines manquent sur le 11^e segment, et la rangée est interrompue sur la face dorsale du 10^e segment.

G. hæmorrhoidalis (L.).

(1) D'après une communication écrite de M. EWANS.

XX. Les épines manquent sur les 11^e et 10^e segments, et la rangée est interrompue sur la face dorsale du 9^e segment.

G. pecorum (Fbr.).

III. Trois rangées d'épines sur les segments.

a. Épines disposées en rangées complètes sur tous les segments, depuis le 3^e jusqu'au 12^e.

G. ternicinctus.

b. Épines absentes sur la partie dorsale du 10^e segment, et la rangée est interrompue sur le 10^e segment.

G. Gedoelsti (Rodh. et Bequaert).

En dehors de ces formes, on a décrit encore quelques espèces singulières qui ne paraissent pas avoir une définition précise. Ainsi *G. pseudo-hæmorrhoidalis* (Gedoelst) se rapproche beaucoup de *G. hæmorrhoidalis* (L.).

G. equus Bohmi n° 1 (Brauer), *G. equus Bohmi* n° 1 (Sjostedt) et *G. pecorum* var. *zebræ* (Rodhain et Bequaert) sont des formes qui sont considérées par GEDOELST comme identiques au *G. pecorum* (Fbr.).

Enfin *G. equus Bohmi* n° 2 (Brauer) et *G. equus Bohmi* n° 3 (Brauer) sont deux formes qui, par le seul caractère distinctif, l'absence des épines sur la face ventrale du 3^e segment, nous paraissent identiques aux *G. nasalis* var. *nudicollis* (Gedoelst).

PREMIÈRE PARTIE

MORPHOLOGIE ET ANATOMIE DES GASTROPHILES

A. — Adulte.

Au point de vue morphologique, nous n'avons pas à nous occuper de la description des caractères extérieurs de ces Œstrides. Dans les travaux antérieurs, et surtout dans la monographie de BRAUER (1863), on trouve des indications précises sur la conformation extérieure de ces animaux, surtout des espèces principales bien définies. Les quelques formes non définies ont toujours des descriptions incomplètes à cause de l'insuffisance des éléments d'étude. Au point de vue de l'anatomie interne, nous n'avons également pas à nous occuper des organes qui ont la même structure que ceux de la plupart des insectes. Le fait que ces Œstrides, pendant leur vie très courte, ne prennent pas de nourriture et qu'ils ne vivent que pour se reproduire nous a incité à étudier de près le tube digestif et les organes génitaux.

MORPHOLOGIE EXTERNE.

Variation de quelques caractères morphologiques extérieurs. — Dans ce chapitre, nous allons signaler les variations de quelques caractères que nous avons eu l'occasion d'observer sur les nombreux exemplaires adultes appartenant à notre collection.

Voici le nombre des exemplaires adultes que nous avons obtenus soit par capture, soit par l'élevage des larves :

	Capture.	Élevage.
	♂ ♀	♂ ♀
<i>G. intestinalis</i>	22 29	32 48
<i>G. hæmorrhoidalis</i>	7 9	126 174
<i>G. nasalis</i>	1 2	10 13
<i>G. merms</i>		26 17
<i>G. pecorum</i>	2 3	28 37

Les *dimensions* présentent une variation très marquée chez les individus d'une même espèce. Ainsi, dans l'espèce *G. intestinalis*, la longueur moyenne du corps de la plupart des individus est de 13 à 16 millimètres. Nous avons, dans notre collection, des individus qui ont une longueur entre 8 et 10 millimètres. Chez cette espèce, les femelles sont plus développées que les mâles. Dans l'espèce *G. hæmorrhoidalis*, où la longueur est de 10 à 13 millimètres, il y a des individus qui n'ont que 7 ou 8 millimètres; ici les mâles sont habituellement plus gros que les femelles. . .

La *coloration* du tégument et des poils du corps est presque constante chez le *G. inermis*, *G. hæmorrhoidalis*, *G. pecorum*; elle est variable chez certaines autres espèces. Ainsi, chez *G. intestinalis*, les taches qui apparaissent sur les segments abdominaux sont quelquefois très étendues et peuvent même confluer sur les derniers segments. Les individus ont alors une coloration sombre. Presque tous les individus mâles et femelles, sortis des larves de cette espèce, que nous avons fait développer dans l'estomac du Chien, ont la particularité d'être plus sombre comme coloration du corps; ils correspondent exactement à la forme de *G. asinus* Br. Les poils du corps peuvent également présenter des différences de coloration parmi les individus d'une même espèce. Dans les espèces *G. hæmorrhoidalis* et *G. nasalis*, nous trouvons des poils jaunes ou orange et, d'autre part, des poils presque blancs. Les bandes transversales de poils noirs qui existent toujours au milieu de la face dorsale du thorax et de l'abdomen peuvent être envahies par les poils clairs des zones environnantes. Cette bande n'existe pas sur des individus mâles de *G. nasalis*; il y a, dans cette espèce, des individus qui ont un abdomen bicolore (fig. 71, Pl. VIII); certains autres l'ont tricolore (fig. 72, Pl. VIII), de sorte que, si on ne s'attachait pas aux autres caractères morphologiques, on se croirait en présence de deux formes nettement distinctes.

La *coloration des pattes* est souvent sujette à des variations d'intensité. Une autre variation remarquable qu'on observe chez des individus mâles de l'espèce *G. pecorum*, c'est la *disposition des taches* et la *coloration des ailes*. Sur ces individus,

les taches sont souvent très grandes et quelquefois recouvrent entièrement les ailes (fig. 3), et les ailes en partie claires apparaissent quelquefois entièrement sombres ou presque noires (fig. 5).



Fig. 1. — Ailes *G. intestinalis*.



Fig. 2. — *G. hæmorrhoidalis*.



Fig. 3. — *G. pecorum*. ♂



Fig. 4. — *G. inermis*.



Fig. 5. — *G. pecorum* ♀.



Fig. 6. — *G. nasalis* ♀.

0 2mm

ANATOMIE. — L'APPAREIL DIGESTIF.

Quand on ouvre un adulte pour examiner les organes internes, l'aspect du tube digestif est différent suivant que la dissection a été faite au moment de l'éclosion ou quelque temps après. En général, le tube digestif, chez ces animaux, est constitué par un tube grêle sans aucune dilatation apparente jusqu'à l'ampoule rectale, qui est une poche bien développée. L'intestin antérieur, également court, mais très mal défini, se continue avec un intestin moyen légèrement plus gros que le précédent. Celui-ci s'arrête au point d'insertion des tubes de Malpighi, où commence l'intestin

postérieur bien plus développé et d'une longueur égale aux deux premières parties. L'intestin postérieur se dilate, vers son tiers postérieur, en une ampoule rectale qui arrive à l'extérieur par l'anus percé à la partie dorsale de l'armure génitale. Au moment de l'éclosion, l'intestin moyen est rempli par un liquide rougeâtre, qui le distend légèrement ; l'intestin postérieur et surtout l'ampoule rectale sont remplis par un liquide verdâtre accumulé pendant la nymphose. Chez un adulte qui a vécu quelque temps, — vingt-quatre heures par exemple, — le tube digestif est complètement vide, et toute la partie antérieure jusqu'à l'intestin postérieur est réduite à une mince pellicule quelquefois adhérente aux parois du corps. L'intestin postérieur et l'ampoule rectale ne contiennent en ce moment qu'une faible quantité d'un corps fluide blanchâtre. Comme organes annexes, on ne peut signaler que les glandes de la paroi de l'ampoule rectale. D'un bout à l'autre, la longueur du tube digestif dépasse à peine d'un tiers la longueur du corps, de sorte que, dans son trajet, il fait quelques légères courbures, une au milieu de l'intestin moyen et deux autres dans la partie antérieure de l'intestin postérieur.

Intestin antérieur. — Il comprend la bouche, le pharynx et l'œsophage.

La *bouche* est représentée par un orifice très réduit percé au fond d'une légère dépression de forme carrée, située sur le bord ventral de la paroi de la tête. Cette dépression est entourée d'un bourrelet chitineux légèrement épais ; sur sa ligne supérieure, ce bourrelet présente une crête légèrement saillante et rugueuse. Autour de la bouche, il n'y a comme organe annexe que deux courts palpes latéraux et un rudiment de la lèvre inférieure (fig. 7 *a* et *b*). Chaque palpe, constitué d'un seul article de forme arrondie, présente la structure d'un organe sensitif spécial. Extérieurement, la surface du palpe est hérissée de nombreux poils courts et, de place en place, il y a de petites dépressions au fond desquelles se trouve inséré un poil court et plus épais : c'est un poil sensitif. Sur une coupe histologique (fig. 39, Pl. V), on voit à l'intérieur une structure semblable à celle d'un organe antennaire. Chaque poil sensitif correspond à un groupe de cellules sensibles avec lequel il est

relié par un cordon protoplasmique ; le groupe des cellules sensibles se met en relation en sens opposé avec une ramification nerveuse. Des éléments cellulaires ordinaires remplissent les espaces entre ces groupes de cellules sensibles. A la base de chaque palpe, prend insertion un faisceau de muscles, qui assure le mouvement de l'organe. L'organe labial, situé entre ces deux palpes, est représenté seulement par une légère proéminence un peu ovale et présente à la surface deux ou trois poils sensitifs longs. Un de ces poils dépasse de beaucoup la longueur des autres poils.

Au moment du repos, les deux palpes sont retirés dans la dépression buccale, de sorte qu'ils cachent complètement l'orifice buccal et le rudiment de labium.

Pharynx, œsophage. — La partie du tube digestif qui suit la bouche et qui représenterait le pharynx et l'œsophage ne présente aucune différenciation morphologique spéciale ; la limite entre cette partie de l'intestin et l'intestin moyen n'est pas suffisamment marquée. La partie antérieure correspondante répète la même structure que le pharynx des larves, avec la différence que les éléments sont atrophiés. L'épithélium, composé de cellules aplaties en partie vacuolisées, présente à l'intérieur un enduit chitineux. Les noyaux de ces cellules sont très petits. A l'extérieur de cet épithélium, les fibres musculaires sont entièrement réduites. Le canal œsophagien, qui fait suite au pharynx, est très court, d'aspect filiforme et présente le même épithélium avec des éléments plus réduits que dans le pharynx.

Intestin moyen. — Cette partie est plus développée que la précédente ; elle commence vers le tiers antérieur du thorax et finit presque au milieu de l'abdomen. L'intestin moyen, aussi étroit que l'œsophage dans sa partie antérieure, s'élargit un peu vers sa moitié postérieure. Le proventricule, avec lequel commence cette partie du tube digestif, est très peu

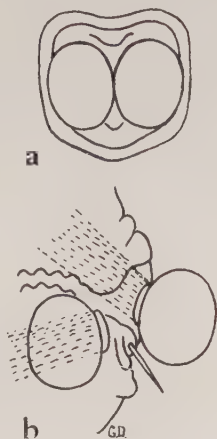


Fig. 7. — Bouche de l'adulte. — a, vue de face; b, vue de côté.

marqué à l'extérieur; son épithélium présente à l'intérieur des plis disposés très irrégulièrement; l'enduit chitineux de l'épithélium œsophagien s'arrête ici.

L'épithélium de l'intestin moyen, plissé longitudinalement, est constitué par une seule couche de cellules de forme très peu définie. Quand l'intestin est à l'état de vacuité, tout de suite après l'éclosion, ces plis longitudinaux n'existent plus, l'intestin étant rempli par les résidus accumulés pendant la nymphose. Les cellules de cet épithélium présentent un plateau strié peu développé et des noyaux également petits. Ces cellules étant trop petites, on ne peut pas en distinguer les détails cytologiques qui pourraient se rapporter à certains états physiologiques de cet organe. La couche musculaire est réduite à quelques fibres isolées. L'intestin moyen finit dans la région où les tubes de Malpighi viennent déboucher. Cette région est marquée à l'extérieur par une légère dilatation globulaire de la paroi. C'est une sorte de valvule pylorique. Ici, il y a une sorte de bourrelet de l'intestin moyen, et c'est au milieu de ce bourrelet que débouchent les tubes de Malpighi. Ces tubes peuvent déboucher soit isolément et latéralement à la valvule, soit en constituant deux trous latéraux. Quelquefois les deux tubes postérieurs se réunissent seuls en un tronc commun, qui débouche sur la partie ventrale de la valvule.

Intestin postérieur. — Il a la même longueur que l'intestin moyen et est nettement divisé en deux parties : une partie antérieure, l'iléo-côlon, représentant les deux tiers de sa longueur, est à peu près aussi large que l'intestin moyen; l'autre partie, postérieure, le rectum, est très élargie, en une sorte de dilatation ampullaire qui s'étend jusqu'à l'anus. La paroi de l'iléo-côlon est constituée par des cellules toujours de petites dimensions, avec un enduit chitineux à la surface interne de l'organe. La membrane basale est aussi mince que dans le reste de l'intestin. L'ampoule rectale (fig. 45, Pl. V) offre une structure plus compliquée; l'épithélium est très mince, et la pellicule chitineuse plus épaisse. Les cellules sont très aplaties. Cet épithélium présente de nombreux plis longitudinaux. La couche musculieuse est très développée, et les fibres sont dis-

posées en plusieurs sens (circulaires, longitudinaux et obliques). La structure de cette ampoule rectale est caractérisée par la présence de quelques papilles rectales, au nombre de 4 à 6 ; elles apparaissent comme une sorte d'invagination tubulaire de la paroi ; de forme ovoïdale allongée, elles sont constituées de grosses cellules épithéliales. Au centre de chaque papille, il y a une riche ramification trachéale. Ces papilles rectales existent chez d'autres insectes. Ainsi, elles se trouvent en grand nombre chez les Lépidoptères. BOISSEZON les décrit chez les Culicides. Quant au rôle de ces papilles, leur structure ne semble pas le définir. BOISSEZON, ne voit pas un rôle dans l'absorption ou la sécrétion. D'après ERICH OTTO ENGEL (1), cité par BOISSEZON (1930), ces papilles semblent avoir un certain rôle dans l'évacuation du gaz carbonique.

D'après la description détaillée que nous venons de donner, nous remarquerons, d'une part, que chez le Gastrophile adulte il y a une atrophie sensible de l'ensemble du tube digestif et, d'autre part, une absence des glandes salivaires, du jabot et la réduction du proventricule.

APPAREIL RESPIRATOIRE (fig. 35, Pl. V).

Cet organe présente la même conformation générale que chez tous les Cyclorrhaphes. Les deux troncs trachéens principaux de la forme larvaire se transforment, chez l'adulte, en d'énormes sacs trachéens membraneux. A la dissection d'un adulte mâle, on voit que les sacs de l'abdomen, distendus par les gaz contenus à l'intérieur, remplissent complètement l'abdomen de l'animal ; dans le thorax, ces dilatations trachéennes sont moins fortes. Antérieurement, dans la tête, les troncs trachéens finissent par des poches aériennes pareilles à celles du thorax et de l'abdomen. Les troncs trachéens gardent encore leur structure primitive seulement dans la portion comprise entre la région du passage de l'abdomen au thorax. L'intima chitineux, transformé dans la paroi des sacs aériens en une mince pellicule, garde dans cette région l'épaississement chitineux spiralé. Les sacs aériens présentent des ramifications qui arrivent aux différents organes. Les branches émises du côté de la ligne médiane du corps s'anastomosent avec les

branches du sac opposé. A l'endroit de ces anastomoses, il y a encore quelques dilatations trachéennes : ainsi, autour du rectum, du vagin, du canal déférent ou au-dessous de la masse ganglionnaire thoracique. Des dilatations en forme de petits sacs se trouvent aussi sous les ganglions cérébroïdes. Nous n'insisterons pas sur une description de toutes les ramifications trachéennes ; cette disposition est suffisamment décrite chez d'autres insectes, où elle a été signalée depuis longtemps. Ces sacs, qui représentent ici la dilatation des troncs principaux trachéens, existent encore chez les Hyménoptères (*Agris* et *Bombus*). Des sacs analogues, mais provenant des trachées secondaires, existent chez *Melolontha*.

Organes génitaux. — A l'éclosion, les organes génitaux contiennent les éléments reproducteurs prêts à être expulsés. La formation de ces organes et des produits sexuels s'achève pendant la vie larvaire, de sorte que les organes génitaux, après l'éclosion, ne représentent que des organes porteurs de ces produits sexuels. Les ovaires, chez la femelle, ne sont que d'énormes sacs remplis d'œufs.

Chez la femelle, l'organe génital est constitué d'après le type des Muscides ordinaires, *Calliphora*, *Lucilia*, *Pollenia*, etc. Les deux ovaires, très volumineux, présentent chacun un oviducte très court ; les deux oviductes se réunissent en un tronc commun, l'utérus. Le vagin, fortement dilaté, présente une musculature épaisse. Dans la partie antérieure de cet organe, s'ouvrent deux glandes annexes et deux réceptacles séminaux chitinisés. L'organe copulateur et l'oviscape présentent une disposition spéciale. Leur développement est en relation avec la région où la femelle mettra sa ponte. Au chapitre sur le cycle évolutif, nous en reparlerons. La figure 8 (1) montre la disposition des pièces composant l'oviscape. A la base de cet organe, il y a deux poches chitineuses situées dorsalement. Ces deux poches, en forme de sac, sont constituées par l'invagination de la paroi de l'espace entre les deux derniers segments de l'abdomen. La paroi de chaque poche, finement plissée, est couverte d'une chitine mince ; une musculature développée contourne ces deux poches, qui assurent probablement la possibilité d'un allongement ou

d'une flexibilité très grande de l'organe ovipositeur.

L'organe génital mâle se compose de deux testicules très développés, présentant chacun un canal déférent qui arrive dans un spermiducte qui conduit à l'extérieur les produits élaborés. Les testicules ont une forme presque globuleuse, légèrement allongée. Ils varient de forme d'une espèce à l'autre. La paroi des testicules est quelquefois fortement chitinisée et présente une couleur brun foncé. Deux glandes

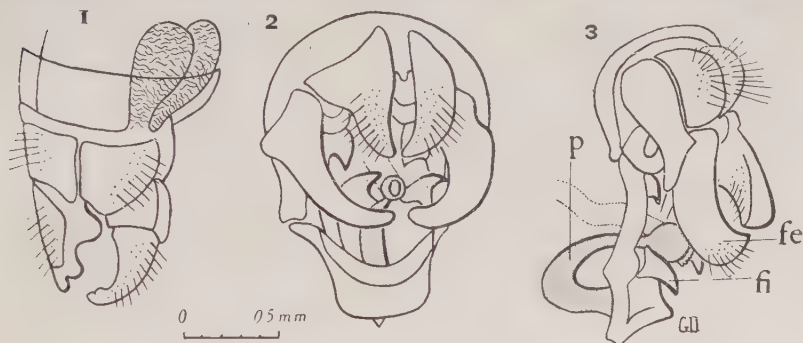


Fig. 8. — Armure génitale de *G. nasalis*. — Nos 1, 2 et 3: p, pénis; fe, forceps externes; fi, forceps internes.

annexes débouchent à la partie antérieure du spermiducte. Le spermiducte, un peu long, fait un tour complet sur lui-même avant d'arriver à l'extérieur. L'organe copulateur, dont la disposition des pièces ne s'éloigne pas de celle des autres Diptères (fig. 8) (2 et 3), présente certaines variations morphologiques d'une espèce à l'autre.

Nous n'insisterons pas sur les détails histologiques de ces organes génitaux, qui se trouvent largement décrits dans tous les traités d'entomologie. Quant à la genèse des éléments sexuels, nous y reviendrons dans un prochain chapitre.

B. — Larve.

MORPHOLOGIE EXTERNE.

Nous commençons l'étude de la larve à partir du moment de l'éclosion. L'œuf et la forme embryonnaire seront étudiés au chapitre du cycle évolutif.

A partir de l'éclosion et jusqu'à la nymphose, les Gastrophiles présentent un polymorphisme larvaire, qui, à la suite de deux mues successives, est limité à trois formes distinctes. Longtemps on a considéré que l'état larvaire présentait quatre stades. Cette opinion, émise par JOLY (1879) et NEUMAN (1892), basée plutôt sur des déductions que sur des observations précises, a persisté longtemps. RAILLET (1925) même l'a adoptée. GUYOT (1901) décrit trois stades sans préciser si ce sont les seuls existants; il décrit une forme comme le premier stade, une autre forme comme l'avant-dernier stade et la troisième forme comme le dernier stade. Gedoelst (1922) établit définitivement l'existence de trois formes morphologiques chez toutes les larves des Œstrides.

Au cours de nos recherches, nous avons pu avoir les trois stades des espèces *G. intestinalis*, *G. hæmorrhoidalis* et *G. inermis* et deux stades seulement (les 2^e et 3^e) des espèces *G. pecorum* et *G. mediterranea*. Les larves de tous ces principaux types présentent à chaque stade des caractères généraux communs, de sorte que nous n'allons décrire qu'une seule forme en ajoutant les caractères qui différencient les formes de chaque espèce.

Larve au 1^{er} stade.

Forme. — A ce stade, la larve a une forme allongée à peu près fusiforme. Elle est renflée et brièvement conique vers l'extrémité céphalique, puis s'amincit graduellement en s'allongeant vers l'extrémité opposée, où elle se termine par une bifurcation en deux courtes branches au bout desquelles s'ouvrent les orifices respiratoires. Elle est composée de 13 segments, dont le premier porte l'armature buccale et le troisième les stigmates respiratoires.

Dimensions. — Une larve de *G. inermis*, immédiatement après la sortie de l'œuf, mesure 890 μ de longueur et 150 μ de largeur dans la partie la plus épaisse du corps. Ces dimensions augmentent au cours de la croissance de la larve.

Ornements chitineux, crochets, épines. — Les segments du corps sont entourés d'un cordon d'épines disposées généra-

lement en trois ou quatre rangées alternantes ; à part le 2^e segment, qui porte sur sa face ventrale cinq rangées, le nombre de ces rangées diminue à mesure qu'on s'éloigne de la ligne médio-dorsale. Ces rangées d'épines manquent sur les 12^e et 13^e segments chez les larves de *G. intestinalis*, *G. hæmorrhoidalis* et *G. nasalis* (fig. 9, *a*, *b* et *c*). Chez la larve de *G. inermis* (fig. 9, *d* et *e*), le nombre des rangées est toujours

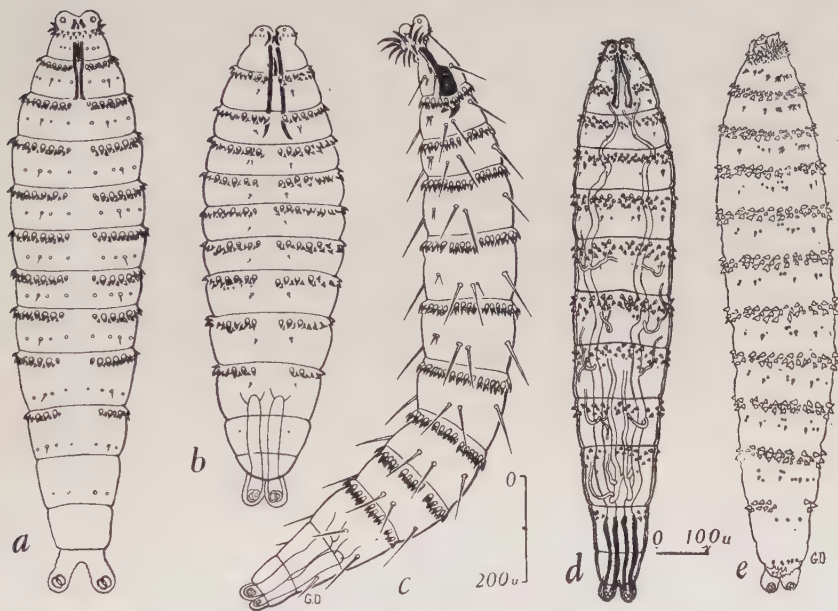


Fig. 9. — Larves de Gastrophiles au 1^{er} stade. — *a*, *G. intestinalis*, vue dorsale ; *b*, *G. hæmorrhoidalis*, vue dorsale ; *c*, *G. nasalis*, vue latérale ; *d*, *G. inermis*, vue dorsale ; *e*, *G. inermis*, vue ventrale.

de trois sur les segments 3^e jusqu'au 11^e ; sur le 12^e, il n'y a que deux rangées. Comme forme et proportion, les épines présentent sur les divers segments les variations suivantes. Sur le 2^e segment, les épines des 1^{re} et 2^e rangées ventrales sont longuement effilées et recourbées en bas en forme de crochets. Les épines des autres rangées inférieures diminuent de plus en plus de dimensions, tandis que les épines du 5^e rang sont réduites à des petits points. Sur les autres segments, les épines de la 1^{re} rangée, tout autour du corps, sont les plus grandes. Elles sont implantées à peu près perpendiculairement à la surface du corps ; leur forme est conique, allongée et

légèrement recourbée. Les épines de la rangée médiane ont une base aplatie et un bout recourbé en crochet. Les épines de la rangée inférieure sont semblables à celles de la rangée précédente, mais elles sont un peu plus petites. Les rangées d'épines laissent un petit espace libre sur la ligne dorsale du corps et sur les lignes latérales. Sur la ligne médiane du côté ventral, cet espace est très réduit. Sur le corps de l'animal, on observe d'autres petites épines courtes en forme d'aiguilles, implantées sur le milieu du corps autour du segment. On distingue du côté dorsal, sur le 2^e jusqu'au 9^e segment quatre épines ; sur les 10^e et 11^e, deux épines. Du côté ventral, sur les 2^e et 4^e segments, il y a au milieu deux groupes de trois épines, disposées en bouquet, et de chaque côté latéra-

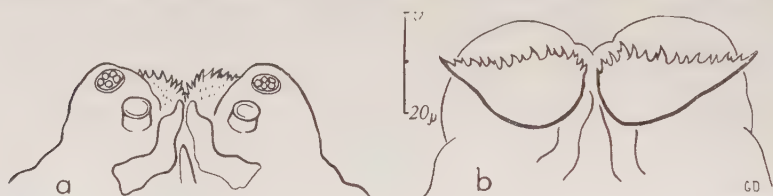


Fig. 10. — Extrémité céphalique de la larve primaire de *G. inermis*, vue dorsale. — *a*, vue dorsale ; *b*, vue ventrale.

lement, sur les mêmes segments, une épine. Sur les 5^e et 13^e segments, il y a quatre épines isolées ; sur le 13^e segment, sur la face ventrale vers le bord d'invagination des deux prolongements stigmatiques, il y a encore quelques épines aplaties et minces.

Les bouquets à trois épines existant sur la face ventrale sont considérés par KEILIN (1915) comme rudiments de pattes.

Le 1^{er} segment céphalique (fig. 10, *a* et *b*) semble divisé, par une dépression médio-ventrale, en deux lobes symétriques, se terminant chacun par un complexe antenno-maxillaire. L'organe antenniforme, qui occupe une position latéro-dorsale par rapport au palpe maxillaire, a la forme d'une petite cloche entourée à sa base par un bourrelet circulaire chitineux. Le palpe maxillaire, représenté ici à l'état rudimentaire, a également une forme circulaire, mais il est plus grand que l'organe antenniforme ; c'est une sorte de proéminence où se terminent plusieurs papilles sensibles de formes

différentes ; sur ce segment, proéminent encore à l'extérieur les pièces buccales (fig. 11).

Le 13^e segment finit par deux prolongements postérieurs au bout desquels se trouvent les stigmates (fig. 12). Ces deux prolongements peuvent s'invaginer dans le corps de l'animal. L'extrémité céphalique et le 2^e segment peuvent aussi subir une invagination à l'intérieur du corps. Les deux orifices stig-



Fig. 11. — Extrémité céphalique de la larve primaire, *G. intestinalis*.

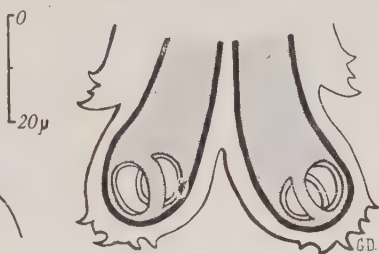


Fig. 12. — Stigmates de la larve primaire, *G. inermis*.

matiques situés au bout des prolongements du 13^e segment ont la forme circulaire, chacun étant divisé par trois ou quatre rayons chitinisés.

Chez plusieurs espèces, à la biologie un peu différente, il y a certains caractères qui varient beaucoup. Ainsi les dimensions, la forme et les poils insérés sur le corps dépendent d'une certaine passibilité de mouvement du corps. Chez quelques espèces, ces larves doivent parcourir un certain chemin avant d'arriver dans la bouche de l'hôte : aussi leur corps est-il plus allongé, plus souple, et les crochets du 2^e segment et les poils du corps sont très longs. Au contraire, les larves de *G. hæmorrhoidalis*, qui éclosent très près de la bouche (sur les lèvres même), ont le corps trapu, de dimensions plus faibles, les crochets du 2^e segment moins forts et tous les poils du corps réduits à de petites épines. Entre ces deux espèces, les larves de *G. intestinalis* et *G. inermis* présentent des formes intermédiaires.

Stade II.

A la suite d'une mue entre le 1^{er} et le 2^e stade, la morphologie de la larve change profondément. A ce stade, nous allons décrire deux types, celui des espèces qui vivent fixées à la surface de la muqueuse intestinale et celui de l'espèce *G. meridionalis*, qui vit plongé dans la profondeur de certaines tumeurs intestinales.

Type de surface. — Nous prenons comme exemple la larve au 2^e stade de *Gastrophilus inermis* (Br.) (fig. 13, c).

Forme et dimensions. — La larve a une forme allongée et légèrement fusiforme. Mise dans un liquide fixateur, elle accuse une forme à peu près cylindrique à cause de la rétraction de la tête et des derniers segments. Le corps de la larve est composé de 13 segments ; le 1^{er} segment ainsi que la moitié du 2^e s'enfoncent à l'intérieur du corps ; de même le 13^e segment se rétracte à l'intérieur du 12^e segment ; ainsi la larve semble formée de 11 segments seulement. Comme dimensions, elle varie de 3 à 5 millimètres et la largeur au milieu du corps de 1 à 1^{mm},5 ; le corps est légèrement aplati dans le sens dorso-ventral, et la largeur des segments augmente du 1^{er} jusqu'au 5^e segment. Les segments suivants restent égaux jusqu'au 9^e segment, puis leur largeur commence à diminuer légèrement jusqu'au 13^e segment.

Ornements chitineux, épines. — Le 1^{er} segment porte les organes sensoriels et les pièces buccales. Ce segment céphalique est limité en haut et de côté par deux légères proéminences sur lesquelles se trouvent l'organe antenniforme et le rudiment de palpe. Entre ces proéminences et les pièces buccales, il y a deux groupes isolés d'épines. Le 2^e segment et les segments suivants, jusqu'au 10^e segment, sont entourés sur leurs bords antérieurs par une couronne d'épines disposées en général sur trois rangées alternées (fig. 11). Sur le 2^e segment, le nombre des rangées d'épines augmente au milieu de la face ventrale. L'ensemble des épines semble avoir ici l'aspect d'une plaque élargie au milieu et rétrécie vers les bords du corps. Au milieu, il peut y avoir jusqu'à cinq ou

six rangées d'épines, puis progressivement vers le côté, le nombre des rangées diminue pour aboutir aux deux ou trois rangées qui se prolongent vers la partie dorsale du corps. Sur le 3^e segment et sur ceux qui suivent, les rangées restent à peu près uniformes au nombre de trois, aussi bien sur la face ventrale que sur la face dorsale ; sur les 9^e et 10^e segments, la 3^e rangée et même quelques épines de la 2^e rangée disparaissent. Sur le 10^e segment, les couronnes d'épines sont

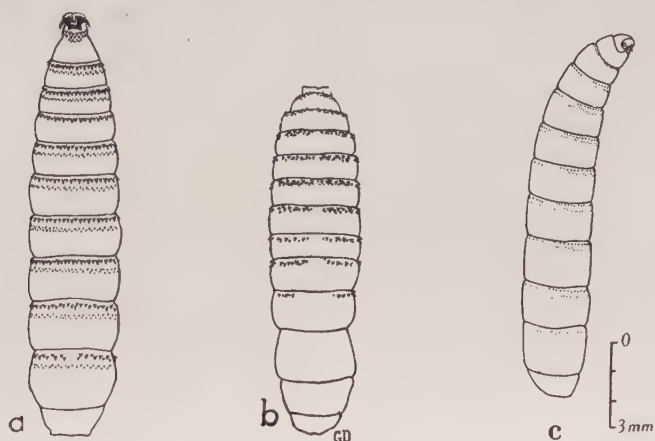


Fig. 13. — Larves au 2^e stade. — a, *G. nasalis* ; b, *G. inermis* ; c, *G. mediterranea*.

réduites à deux bandes composées chacune de cinq ou six épines. Les rangées d'épines laissent un espace libre sur la ligne médiane dorsale, espace d'abord assez étroit sur les premiers segments, mais qui s'élargit progressivement jusqu'à atteindre, sur le 10^e segment, plus du tiers de la face dorsale. Sur la face ventrale, il existe aussi un espace médian, mais celui-ci reste uniformément étroit sur tous les segments armés. Les épines ont une base aplatie et une extrémité légèrement recourbée. Les épines de la 1^{re} rangée sont les plus grandes. Les épines de la 3^e rangée sont les plus petites et arrivent quelquefois à être réduites à un petit point chitinisé très peu effilé. Les 11^e et 12^e segments sont dépourvus de toute ornementation chitineuse. C'est sur le 13^e segment que s'ouvrent les stigmates respiratoires. Par une sorte d'invagination, les parois de ce segment constituent une

chambre autour de la plaque stigmatique. Cette chambre est fermée par un pli cutané dorsal et un autre ventral qui peuvent s'ouvrir quand l'animal respire. Les stigmates respiratoires, qui s'ouvrent sur cette plaque stigmatique, sont représentés par deux fentes légèrement recourbées (fig. 14,

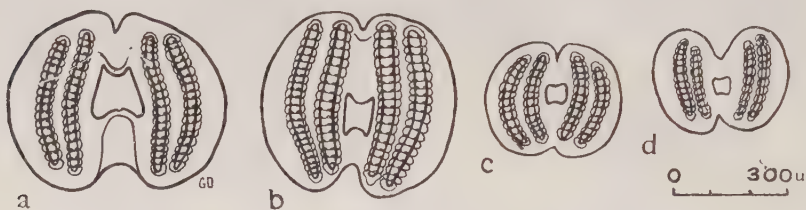


Fig. 14. — Stigmates des différentes larves au 2^e stade. —
a, *G. intestinalis* ; b, *G. hæmorrhoidalis* ; c, *G. inermis* ; d, *G. nasalis*.

a-d). Chaque fente est renforcée par une série de 12 ou 13 arcs chitinisés. Sur le pourtour des lèvres de la chambre stigmatique, il y a quelques épines et soies sensorielles semblables à celles qui se trouvent sur le même segment chez la larve au 1^{er} stade de la même espèce.

Les larves de ce type présentent des différences remar

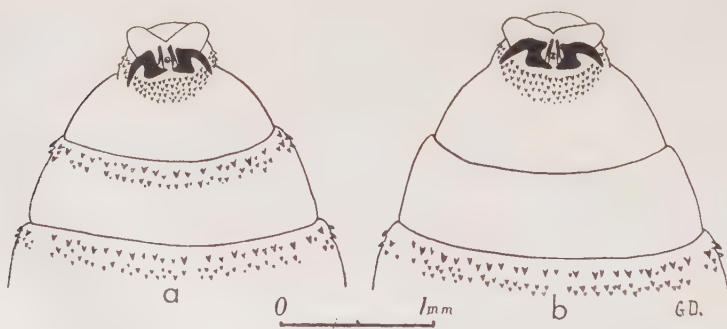


Fig. 15. — Tête et partie antérieure du corps, larve au 2^e stade. —
G. nasalis var. *nudicollis* : a, vue dorsale ; b, vue ventrale.

quables d'une espèce à l'autre. Comme dimensions, les larves les plus grosses sont celles des *G. intestinalis* ; elles atteignent la longueur de 14 à 15 millimètres ; les plus petites sont celles appartenant à l'espèce que nous venons de décrire plus haut. Les larves de *G. nasalis* ont quatre rangées sur la partie ventrale des segments, et ces épines manquent sur la face

ventrale du 3^e segment chez *G. nasalis* var. *nudicollis* (fig. 15, *a* et *b*). Ensuite, les épines qui se trouvent sur le bord de la lèvre inférieure sont disposées en un ensemble très différent d'une espèce à l'autre.

Type tumoral. — Nous décrivons ici la larve de *G. meridionalis* (fig. 15, *c*), qui, adaptée à une vie dans la profondeur de



Fig. 16. — Stigmata larve au 2^e stade.
— *G. meridionalis*.

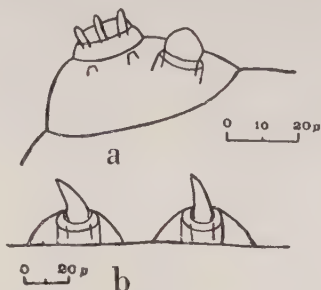


Fig. 17. — Organes sensoriels céphaliques larves au 2^e stade. — *G. inermis*; *a*, antenne et palpe; *b*, poils sensitifs.

certaines tumeurs de l'intestin du Cheval, présente une morphologie un peu différente des formes précédentes.

Dans cette espèce, la larve, en général plus élancée, a une forme cylindrique. Les dimensions d'une larve à la fin de ce stade sont de 14 à 16 millimètres de longueur et de 3 à 4 millimètres de largeur dans la partie moyenne du corps. Tous les segments sont visibles, le 1^{er} et le 13^e n'étant jamais repliés à l'intérieur. Sa couleur est blanchâtre. Tous les segments, du 2^e au 13^e, présentent des épines disposées en rangées contournant chaque segment. Ces épines, à la différence de ce qu'on observe chez toutes les autres espèces, sont très réduites et presque atrophiées; elles sont disposées en trois rangées sur la partie ventrale et en deux rangées sur la partie dorsale de chaque segment. Ces épines manquent sur la partie dorsale du 12^e segment, et elles sont presque invisibles sur les 3^e et 4^e segments. Les stigmata, qui se trouvent également sur le 13^e segment, sont très réduits et presque atrophiés. Microscopiquement, ils sont réduits à deux points. Mais, à un faible grossissement, ils montrent deux paires de fentes courtes non recourbées et dont l'ouverture présente un bord très irrégulier (fig. 16).

Stade III.

A la suite d'une autre mue, les larves passent du 2^e au 3^e stade et, au cours de cette dernière mue, les transformations sont moins accentuées au 3^e stade. Les larves gardent la même conformation générale qu'au stade précédent. Pour la description des caractères à ce stade, nous prenons comme type la larve de *G. meridionalis* (P. et Ew.) (fig. 18, e.) Elle présente toujours 13 segments, mais le premier segment cépha-

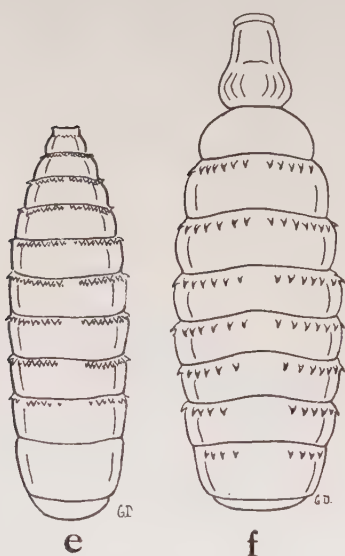


Fig. 18. — Larves de *Gastrophilus* au 3^e stade, vue dorsale. — a, *G. inermis*; b, *G. meridionalis*.



Fig. 19. — Tête d'une larve au 3^e stade. — *G. inermis*, vue de profil.

lique, très court, fait corps avec le 2^e segment; le 13^e segment, sur lequel s'ouvrent les stigmates postérieurs, est replié à l'intérieur du 12^e. La forme du corps, dans son ensemble, est à ce stade plus grosse et plus trapue; sur une longueur de 16 à 18 millimètres, elles ont une largeur de 6 à 7 millimètres. La couleur en est généralement jaune pâle et la cuticule presque opaque; sur une large partie de la région dorsale, cette cuticule étant transparente, on aperçoit la couleur rouge du sang ingéré. Les épines chitineuses sont disposées sur les divers segments en une seule rangée. Les 3^e et 4^e segments étant dépourvus de tout ornement chitineux, le 3^e segment présente encore trois ou quatre plis longitudinaux sur les parties

dorsale et ventrale, et, entre les 3^e et 4^e segments, il y a un étranglement prononcé. Les stigmates, normalement développés à ce stade, sont disposés sur une plaque portant trois paires de fentes recourbées et laissant au milieu de la

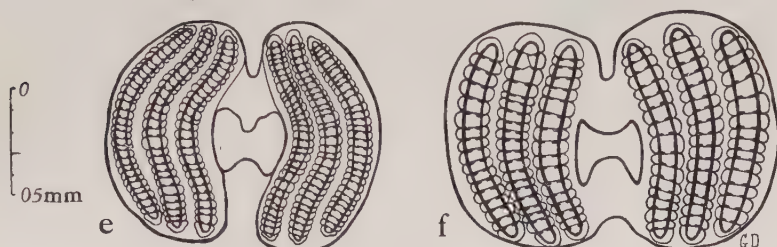


Fig. 20. — Stigmates des larves au 3^e stade. — a, *G. inermis* ; b, *G. meridionalis*.

plaque un espace de forme losangique (fig. 20, e et f). A la fin de ce stade, les stigmates antérieurs, déjà organisés pendant le 2^e stade, commencent à être apparents.

Chez les différentes espèces, ces caractères morphologiques varient beaucoup. Comme dimensions, les larves de *G. inermis* (fig. 18, e) sont les plus petites, 10-12 millimètres. Celles

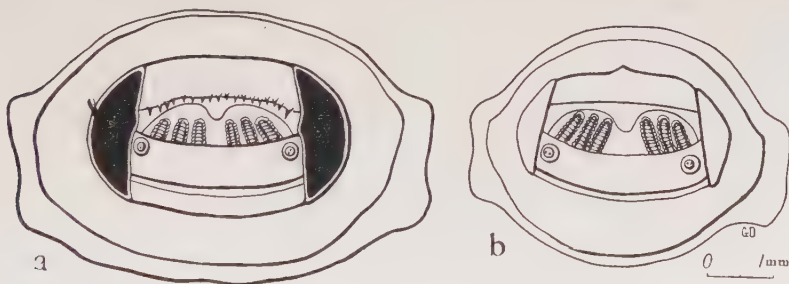


Fig. 21. — Dernier segment de la larve au 3^e stade. — a, *G. pecorum* ; b, *G. inermis*.

de *G. intestinalis* atteignent la longueur de 20-22 millimètres. Les larves âgées ont des colorations différentes. Ainsi les larves de *G. intestinalis* sont rouge chair, celles de *G. pecorum* rouge-sang vif, de *G. hæmorrhoidalis* rose pâle, *G. nalis* et *inermis* jaune pâle et *G. meridionalis* jaunâtres. Après la mue, quand ces larves sont jeunes, elles présentent généralement une cuticule transparente ; on aperçoit alors les organes internes. Avec l'âge, la paroi du corps devient plus

ou moins opaque. Les épines contournant les segments varient beaucoup chez les différentes espèces. Ce sont ces variations qui constituent le point essentiel pour la détermination de

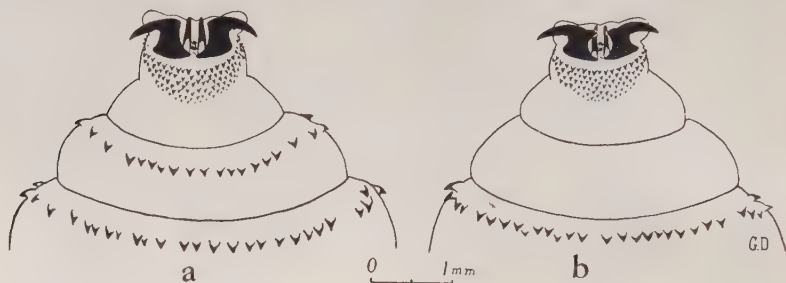


Fig. 22. — Tête et partie antérieure du corps des larves au 3^e stade, vue ventrale. — a, *G. nasalis*; b, *G. nasalis* var. *nudicollis*; c, *G. meridionalis*.

ces espèces. Nous avons donné, dans le tableau de détermination des larves, les détails concernant ces caractéristiques. La disposition et la forme des fentes respiratoires constituent encore un caractère de différenciation d'une espèce à l'autre. (fig. 21). Enfin la rangée d'épines existant sur la lèvre inférieure de la chambre stigmatique doit être



également considérée pour la détermination des espèces.

Puparium et nymphe.

La nymphose, chez les Gastrophiles comme chez tous les Diptères cyclorraphes, se passe à l'intérieur de la dernière cuticule larvaire préalablement modifiée et qui constitue le puparium. Les larves âgées, arrivées au terme de leur croissance, après avoir quitté l'hôte et dès qu'elles se sont enfoncées dans la terre, rétractent leur tête et les 12^e et 13^e segments. La peau devient rapidement lisse, dure et de couleur noire (fig. 23). Ce puparium complètement formé montre distinctement les lignes de séparation et les rangées d'épines sur chaque segment. Comme forme et dimensions, le puparium répète celles de la larve, de sorte que, d'une espèce à l'autre,

ces pupariums sont faciles à reconnaître. Dès le début de la nymphose, apparaissent à la surface, dans la limite des 2^e et 3^e segments, les deux stigmates antérieurs sous la forme de deux saillies racornies. A la partie postérieure, les stigmates larvaires sont complètement obstrués par le puparium.

ANATOMIE.

Les larves de *Gastrophiles* présentent dans leur organisation des organes qui sont constitués de la même façon que ceux des larves appartenant à d'autres groupes sur lesquels on a fait des études suffisamment complètes. Ainsi nous n'avons pas à insister sur le système nerveux, qui est de même type que chez tous les Muscides. Le cœur et le système circulatoire présentent la même conformation classique que tous les autres insectes. Au contraire, il y a certains organes qui présentent chez les larves des particularités évidentes et qui restent subordonnées à leur adaptation à une vie strictement parasitaire, localisée à l'intérieur de l'organisme de certains Mammifères. Les larves de *Gastrophilus*, strictement hémato-phages, obligées

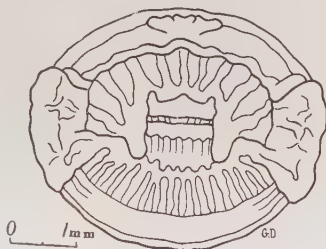


Fig. 23. — Extrémité postérieure de larve au début de la nymphose.

de vivre longtemps dans un milieu où il y a un manque presque total de l'air atmosphérique, présentent une anatomie spéciale de quelques organes, comme le tube digestif, l'appareil respiratoire, le corps gras, l'organe rouge et les œnocytes. De sorte que nous avons jugé utile d'y insister spécialement. L'étude de l'ébauche génitale et des premiers phénomènes du développement des gonades, jusqu'à la nymphose, est également ajoutée à la fin de ce chapitre.

L'APPAREIL DIGESTIF.

Il se compose toujours de trois parties, l'intestin antérieur, l'intestin moyen et l'intestin postérieur. L'intestin antérieur comprend : la bouche, le pharynx et l'œsophage.

Bouche et armature céphalo-pharyngienne (fig. 24, a-d). — La bouche de ces larves présente des pièces chitineuses très développées, qui, avec un système de plaques renforçant le pharynx, constituent un ensemble adapté à plusieurs fonctions: tout d'abord à fixer la larve à la paroi ou dans l'organe, à couper et percer les tissus et enfin à sucer le sang de l'animal parasité. Ce système de pièces présente, pendant la vie larvaire, deux aspects différents. Au 1^{er} stade, quand elle mène une vie errante, la larve ne présente pas d'organes pour se fixer; au 2^e stade et au 3^e stade (fig. 26), pendant lesquels la larve reste presque tout le temps fixée, l'armature céphalo-pharyngienne présente deux forts crochets (fig. 27, c) de plus qu'au stade précédent, ces crochets étant adaptés au nouvel état de la larve après la 2^e mue. Cette armature ne change pas de forme après la 2^e mue. Au 3^e stade, il y a une nouvelle armature buccale, mais pas tout à fait semblable à celle du 2^e stade. Chez la larve primaire, on distingue d'abord, autour de la bouche, deux mâchoires en forme de lame allongée dorso-ventralement; entre ces deux lames, il y a un fort stylet dirigé verticalement. Le système pharyngien est composé de deux lames latérales allongées et aplaties vers la moitié ventrale et une pièce médiane située ventralement, aplatie et recourbée pour contourner le pharynx; les premières sont les pièces péripharyngiennes ou basales, la deuxième est la pièce hypopharyngienne. Chaque lame de la mâchoire s'appuie avec son extrémité ventrale sur la partie antérieure des pièces péripharyngiennes. Le stylet médian prend appui ventralement, par les deux côtés latéraux, sur les pièces précédentes. A côté de la lame médiane et tout près de la bouche, se trouve une pièce en forme de dé, dont la paroi est criblée de trous; cette pièce sert à renforcer l'ouverture du canal salivaire; sur la figure 24, on voit les armatures céphalo-pharyngiennes appartenant à des larves primaires des différentes espèces de *Gastrophilus*. Le stylet médian prend la forme d'une aiguille chez *Gastrophilus nasalis* (fig. 24, c). Les lames-mâchoires sont également plus longues chez cette espèce.

Au 2^e stade, cette armature prend une forme tout à fait différente (fig. 25-26): le stylet médian disparaît pour être

remplacé par un organe labial qui, d'après sa structure, est un organe sensoriel. L'armature se complète en échange par deux forts crochets mandibulaires, de sorte qu'elle comprend maintenant autour de la bouche deux lames-mâchoires et un palpe labial. A côté des mâchoires, il y a les deux forts crochets mandibulaires. Le système pharyngien comprend à ce stade une pièce intermédiaire et les pièces latérales ou hypopharyngiennes, qui sont étroitement liées par la pièce

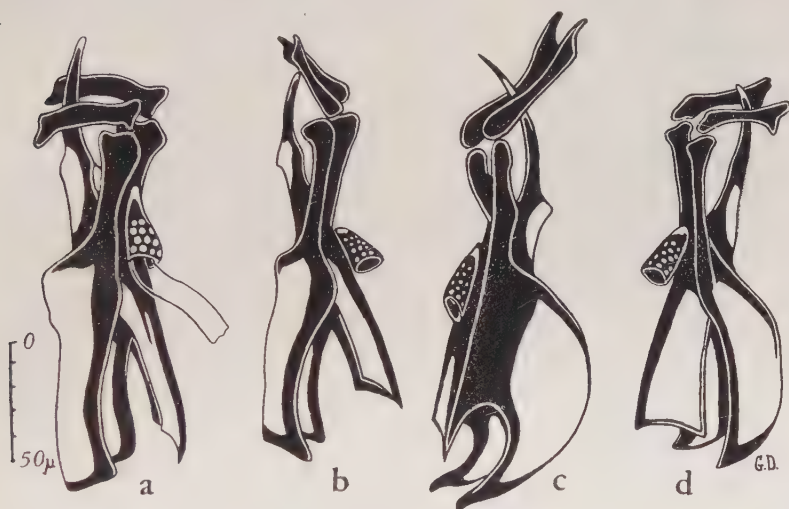


Fig. 24. — Armature céphalo-pharyngienne, larve primaire. — a, *G. intestinalis* ; b, *G. hæmorrhoidalis* ; c, *G. nasalis* ; d, *G. inermis*.

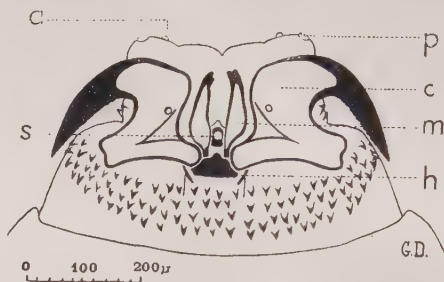
médiane hypopharyngienne ; le canal salivaire passe par un espace libre qui se trouve à la partie supérieure de la pièce intermédiaire.

Pharynx. — Cette partie de l'intestin antérieur constitue chez les Gastrophiles, comme chez la plupart des Muscides, un organe bien développé destiné à une fonction physiologique déterminée ; c'est un organe suceur. Le pharynx est entièrement logé à l'intérieur de la partie basale de l'armature céphalo-pharyngienne. Cette armature renforce même la paroi de l'organe, en constituant une charpente qui sert à l'insertion de divers muscles de l'organe. Le canal pharyngien se trouve accolé à l'intérieur et sur la partie ventrale de ce squelette. La plaque chitineuse, qui, avec le pharynx, cons-

titue un ensemble, se recourbe sur ce dernier en se prolongeant dorsalement. L'espace vide entre le pharynx et les deux lames latérales est occupé par une série de muscles, qui



Fig. 25-26. — Armature céphalo-pharyngienne, larve au 2^e stade. — *G. inermis* : lettres communes pour les figures 9 et 12 ; *a*, antennes ; *p*, palpes.



prennent insertion, d'un côté sur la paroi dorsale du pharynx et, de l'autre côté, sur la face interne des lames latérales chitineuses. A l'extérieur, sur cette armature, prennent insertion tous les muscles des pièces buccales ; sur une coupe qui passe vers la moitié de l'organe, on distingue à l'intérieur le canal pharyngien, délimité par un simple épithélium qui s'accole ventralement à la lame chitineuse ; à la partie dorsale, vers ce milieu, deux faisceaux musculaires s'insèrent à la paroi du pharynx ;

ces deux faisceaux ont une direction divergente, et chacun d'eux s'insère sur la face interne et dorsale de chaque lame

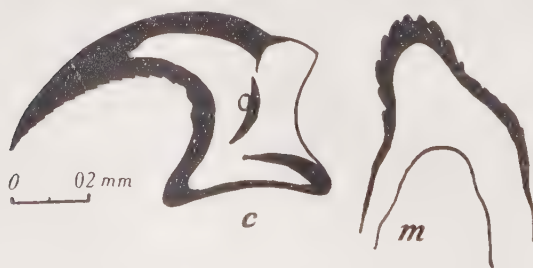


Fig. 27. — Pièces buccales, larve au 3^e stade. — *c*, crochets mandibulaires ; *m*, mâchoires.

chitineuse correspondante. La plaque pharyngienne, qui, sur cette section, a la forme d'un U, présente à l'intérieur deux crêtes longitudinales sur chacune de ces branches (fig. 28).

Dans la partie ventrale, cette plaque présente une branche circulaire qui contourne le canal salivaire. La plaque pharyn-

gienne est enveloppée à l'extérieur des muscles appartenant à l'ensemble des pièces bucco-pharyngiennes.

Œsophage. — Il n'y a pas de réservoirs nutritifs chez les larves de Gastrophiles. Ces organes, qui existent chez la plupart des Muscides et chez d'autres Œstrides comme l'Hypoderme, sont absents ici. L'œsophage s'étend uniformément à partir de la limite postérieure du pharynx. Il est dans toute sa longueur plus rétréci que le pharynx et, à partir de la plaque basilaire pharyngienne jusqu'au préventricule, il est constitué par une fine paroi membraneuse mince : un épithélium dont les cellules aplaties ne sont pas nettement distinctes. La surface de cet épithélium est pourvue à l'intérieur d'une mince couche chitineuse. La paroi présente des plis longitudinaux aux nombres de cinq à six. A l'extérieur, cet épithélium œsophagien est entouré d'une lame assez épaisse, continue, et de tissus musculaires. L'œsophage, avant d'arriver au proventricule, pénètre dans la masse formée par la coalescence des ganglions cérébroïdes et thoraciques et traverse de la sorte un véritable anneau nerveux péri-œsophagien.

Proventricule. — L'intestin moyen commence à la valvule œsophagienne ou proventricule et s'étend jusqu'à la valvule pylorique, qui, à son point de terminaison, reçoit les tubes de Malpighi. Dans son long trajet flexueux, l'intestin moyen est replié en quatre circonvolutions entières. Aucune dilatation n'est à remarquer le long de cet organe. Les cæcums gastriques, qui, chez certaines larves de Muscides, sont très développés, par exemple, *Lucilia* (GUYÉNOT, 1907), n'existent plus chez

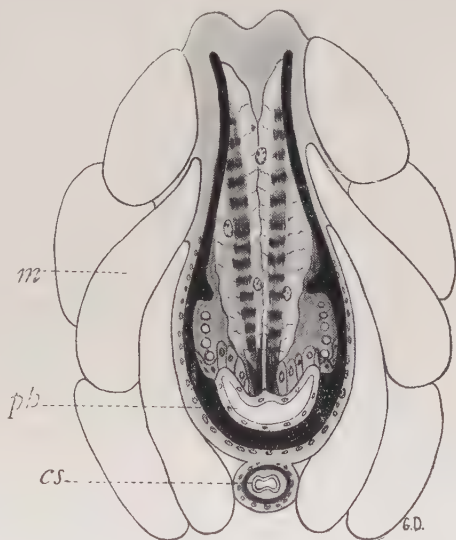


Fig. 28. — Pharynx, larve au 3^e stade, coupe transversale. — *m*, muscle ; *ph*, cavité pharyngienne ; *cs*, canal de la glande salivaire.

les larves de Gastrophiles. Ce proventricule est constitué dans sa partie antérieure par l'invagination de la paroi œsophagienne.

L'épithélium œsophagien se continue en partie dans le proventricule, puis il se replie et, après un court chemin en arrière, il se met en relation avec l'épithélium de l'intestin moyen. La partie repliée est souvent considérée comme appartenant à l'épithélium intestinal. Dans ce proventricule, les éléments cellulaires subissent certaines modifications. Les cellules, d'abord aplaties comme celles de l'œsophage, deviennent ensuite plus larges. Après le repli de l'œsophage, ces cellules aplaties grossissent et prennent la forme de prismes allongés. Elles ne présentent pas encore le plateau strié des cellules de l'intestin moyen, et non plus l'enduit chitineux des cellules œsophagiennes. Cette couche de cellules se continue par un second repli en sens inverse avec l'épithélium intestinal, très facile à reconnaître par le plateau strié de ces cellules. La membrane basale qui suit l'épithélium œsophagien se continue avec la basale du proventricule. Les fibres musculaires deviennent plus abondantes à l'endroit du pli œsophagien, constituant ici une sorte de sphincter. La couche musculuse devient très mince à partir du commencement de l'épithélium intestinal.

Le proventricule se termine par un rétrécissement qui constitue à l'intérieur une sorte de valvule. Cette valvule, très peu marquée d'ailleurs, sépare la cavité de cet organe du ventricule chylique ou l'intestin moyen proprement dit.

L'intestin moyen. — C'est un organe qui a la forme d'un tube rectiligne et d'un calibre uniforme dans toute sa longueur. A l'état de réplétion, il ne se distend pas beaucoup. Le sang ingéré est réparti presque uniformément dans toute la longueur de l'intestin. Sur les coupes, la paroi apparaît composée des éléments suivants.

A l'intérieur, l'épithélium est formé de cellules à plateau strié; ces cellules bien délimitées ont la forme polygonale. Les cellules de l'épithélium intestinal ne sont pas pareilles sur tout le trajet de l'intestin. Dans le tiers antérieur, ces cellules sont plus hautes que dans le reste de l'organe, où

elles sont plutôt aplaties. La partie antérieure serait composée des cellules sécrétantes et la partie postérieure de cellules absorbantes. La distinction n'est apparente qu'au point de vue de la morphologie générale des éléments composants. Les détails cytologiques ne montrent pas de très grandes différences. Les cellules épithéliales de la première partie sont de forme polygonale et plus hautes (fig. 29). Leur protoplasme, en dehors du plateau strié, présente plusieurs couches : 1° une couche sous-jacente au plateau strié et dans laquelle on trouve des racines avec les corpuscules basaux qui se colorent à l'hématoxyline ; 2° une couche moyenne plus claire, avec une sorte de rayures parallèles à la direction longitudinale de la cellule ; 3° une couche bourrée de vacuoles variables et enfin une mince couche sur la basale, qui présente un aspect plus homogène. Le noyau volumineux de ces cellules, dirigé sur l'axe de la cellule, contient un gros nucléole. Les cellules épithéliales de la partie moyenne sont aplaties et de forme plutôt cubique. Le noyau de ces cellules est dirigé dans le plan de la basale. Leur protoplasme clair est plus mince, et la couche suivante ne contient plus de vacuoles.

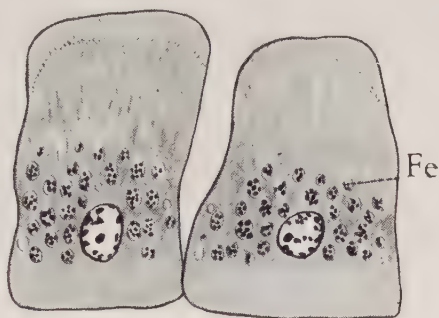


Fig. 29. — Cellules épithéliales de l'intestin, moyenne larve au 3^e stade. — Fe, granule de fer. — $\times 115$.

Partout, le long de l'intestin, l'épithélium repose sur une membrane basale mince. Les fibres musculaires recouvrent cette basale, et quelquefois elles pénètrent même entre les cellules épithéliales. Au chapitre de Physiologie, nous reviendrons à propos de certains autres détails cytologiques. Sur l'intestin frais, on voit de l'extérieur que la paroi de l'intestin grêle, dans presque toute sa longueur, présente de nombreuses taches gris sombre dues à l'accumulation des sels de fer dans les cellules épithéliales.

Intestin postérieur. — C'est un organe également filiforme et de même calibre que l'intestin moyen. Il commence à par-

tir de la région où débouchent les deux paires de tubes de Malpighi; il fait un tour complet dans sa moitié antérieure, puis il s'étend en ligne droite jusqu'à l'anus, qui est percé dans le 13^e segment au milieu de la limite supérieure de la plaque stigmatique. Uniforme dans toute sa longueur, il ne présente aucune délimitation de certaines divisions. Il n'y a même pas trace de la dilatation rectale qui existait chez l'adulte et qui persiste encore sous une forme réduite chez quelques larves de Muscides. L'épithélium de l'intestin postérieur est composé de cellules généralement aplaties, mais de dimensions variables. Les cellules du côté dorsal sont plus volumineuses que celles du côté ventral. La paroi est beaucoup plus mince dans la partie ventrale que dans la partie dorsale.

L'épithélium présente quelques plis longitudinaux. Ces plis sont toujours au nombre de quatre, deux situés latéralement et deux ventralement. Le protoplasma de ces cellules présente une couche chitineuse vers la partie libre et, à l'intérieur, paraît fasciculé et divisé en deux couches, une couche supérieure plus claire et une autre couche du côté de la basale plus granulée et plus dense. Les noyaux présentant un nucléole moins volumineux ont une orientation longitudinale. Dans cette partie, on voit encore un grand nombre de vacuoles analogues à celles des cellules de l'intestin moyen. Cet épithélium présente une différenciation graduelle dans la partie finale, qui représente le rectum; ici, les cellules deviennent très plates, sont de dimensions uniformes, et l'enduit chitineux est plus développé. L'épithélium est plissé à l'intérieur par des plis disposés régulièrement comme dans l'œsophage.

Glandes salivaires. — Ce sont des organes qui n'existent pas à l'état adulte; suffisamment développés pendant l'état larvaire, ils disparaissent pendant la nymphose pour ne plus réapparaître. Ces glandes sont en forme de deux sacs allongés qui s'étendent depuis le 8^e jusqu'au milieu du 4^e segment; ils sont arrondis aux deux bouts, légèrement plus larges du côté antérieur. Les canaux excréteurs sont d'un calibre très réduit; ils ont l'aspect filiforme et se réunissent en un canal

commun qui aboutit à la base et du côté ventral de la pièce hypopharyngienne de l'armature céphalo-pharyngienne (fig. 28, cs). Les deux glandes sont à égale distance l'une de



Fig. 30. — Cœur, cellules péricardiales.

l'autre et de direction parallèle. Ces deux glandes restent écartées l'une de l'autre à la partie postérieure. On sait que, chez plusieurs Muscides, ces glandes se rapprochent

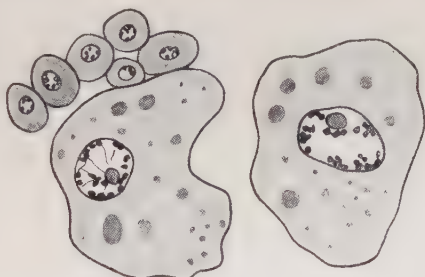


Fig. 31. — Cellules péricardiales et cellules sanguines.

beaucoup à la partie postérieure; elles sont même appliquées, l'une contre l'autre, chez la larve de *Melanocheilia diparia* (KEILIN, 1917). La paroi de ces glandes est composée d'un épithélium de cellules glandulaires à l'intérieur et d'une couche de tissus fibrillaires à l'extérieur. Cette couche, intimement liée à l'épithélium, couvre uniformément toute la surface extérieure de la glande.

APPAREIL RESPIRATOIRE.

Pendant la vie larvaire, cet appareil présente deux aspects très différents : d'une certaine conformation au 1^{er} stade, il change au 2^e stade pour rester presque constant jusqu'au début de la nymphose. Sous ce dernier aspect, l'appareil respiratoire des larves de Gastrophiles a été suf-

fisamment étudié par ENDERLEIN (1899). Il n'y a aucune donnée sur sa conformation chez la larve au 1^{er} stade. La particularité essentielle de l'appareil respiratoire de ces larves est qu'il présente une annexe, un organe spécial, le corps rouge composé de cellules trachéales dont l'origine et le volume n'ont jamais été déterminés. Ces cellules trachéales dépendent encore d'un autre élément, le tissu adipeux, de sorte que nous allons décrire d'abord l'appareil respiratoire et nous étudierons les éléments du corps rouge et les cellules trachéales à la suite du tissu adipeux.

Appareil respiratoire de la larve au 1^{er} stade.

Le système trachéen consiste, chez la larve primaire, en deux gros troncs trachéens qui longent le corps de l'animal en gardant leur indépendance d'un bout à l'autre. Chaque tronc trachéen se met en relation avec l'extérieur par un orifice stigmatique situé sur un des deux prolongements du dernier segment du corps. A ce stade, la larve est métapneustique; elle ne possède donc qu'une seule paire de stigmates. Chaque ouverture stigmatique donne dans la partie terminale de la trachée, et elle présente un renforcement constitué par un anneau et trois ou quatre rayons chitineux. Dans la partie terminale, chaque tronc est légèrement dilaté. La paroi, plus épaisse que dans le reste, présente à l'intérieur une assise de fibres chitineuses enchevêtrées de façon à former un réticulum délicat. Cette partie de la trachée est la chambre feutrée de DE MEIJÈRE. Les deux troncs s'accolent à partir de la limite antérieure des deux dilatations trachéales. A partir d'ici, les troncs trachéens s'écartent légèrement et prennent une direction un peu dorsale jusque dans le 3^e segment, où ils se terminent par des ramifications qui atteindront finalement les organes de la tête. De chaque tronc partent des ramifications trachéennes disposées dans un certain ordre. A l'endroit où le tronc trachéen commence à se dilater, il y a une paire de trachées qui suivent l'intestin: ce sont les trachées intestinales; il y a ensuite une paire de ramifications pour chaque segment. Chacune de ces trachées se dédouble dès sa

sortie du grand tronc trachéen. La branche qui sort du côté ventral se dédouble immédiatement en deux fortes branches courtes. La branche dorsale est moins forte et se divise plus loin du point de son insertion. Les deux paires de tranches, après s'être dédoublées, prennent un développement spécial. Elles s'allongent plus que les ramifications des segments suivants. Les trachées intestinales prennent, elles aussi, un développement prononcé. Les autres branches qui sortent des segments suivants restent toujours d'un moindre développement. Les deux branches intestinales parcourent le corps jusqu'à l'anse intestinale la plus antérieure, et elles fournissent de nombreuses ramifications qui constituent un fin réseau trachéen dont les dernières branches arrivent à la paroi intestinale. Les deux autres paires de trachées, qui sont divisées chacune en deux longues branches, constituent deux groupes de quatre trachées chacun, disposés autour des gros troncs trachéens d'où elles dérivent. Ces trachées sont destinées à se mettre en relation par une ramification secondaire avec les cellules grasses, qui deviendront par la suite les cellules trachéales. L'ensemble constitue le futur corps rouge, organe bien développé à partir du 2^e stade. Les branches trachéennes des segments suivants, qui sortent après les branches appartenant au corps rouge, ont différentes destinations. Ainsi les ramifications sorties de la branche ventrale arrivent au tissu adipeux, ensuite au système nerveux et aux glandes salivaires; les dernières ramifications antérieures arrivent au pharynx et à la tête. Les branches dorsales se ramifient dans la paroi du corps.

Au point de vue cytologique, la structure diffère dans les différentes parties de l'organe. L'épithélium trachéen proprement dit est composé d'une seule assise de cellules; autour de la chambre feutrée, cet épithélium présente plusieurs assises. L'épaisseur de cet épithélium diminue en allant vers l'avant et s'amincit de la même façon du côté postérieur. L'épaisseur du revêtement chitineux feutré diminue également jusqu'à se confondre, dans la partie antérieure, avec l'intima spiralée de la trachée. Cet épaississement spiralé est fortement développé dans les deux gros troncs principaux,

mais devient de plus en plus délicat dans les branches latérales. Il est réduit à une mince pellicule dans les dernières ramifications des trachées. Les auteurs sont d'accord à désigner comme trachéoles les ramifications qui n'ont plus l'épaississement spiralé. Au cours de la croissance, pendant ce stade primaire, la structure se complique par l'adjonction d'éléments nouveaux. Les éléments de la paroi des chambres feutrées sont le siège d'une prolifération intense. Les parois s'épaississent et s'accolent entièrement à la paroi de la trachée opposée. Ce phénomène est en relation avec la forme que prend la larve primaire au cours de la croissance. Vers la fin de ce stade, le corps de la larve s'élargit à la partie postérieure, et le 13^e segment avec les deux prolongements stigmatiques commencent à se replier. Une mue marque la fin de ce stade, après laquelle l'appareil respiratoire présente certaines modifications.

Appareil respiratoire chez la larve aux 2^e et 3^e stades.

A ce stade, les chambres feutrées, toujours isolées, sont plus développées, et elles s'ouvrent à l'extérieur par un système d'ouverture différent de celui du 1^{er} stade. Dans le mémoire d'ENDERLEIN (1899), il y a une description détaillée sur la constitution de ces stigmates. Les fentes stigmatiques, disposées sur une plaque ovale située à la partie postérieure du 13^e segment, sont au nombre de deux paires; leur forme diffère un peu d'une espèce à l'autre (fig. 14, *ad*). Chaque fente est soutenue par un nombre variable d'arcs chitineux, au nombre de 4 à 18 pour chaque fente. Les branches trachéennes appartenant au corps rouge ne sortent plus des troncs principaux. A ce stade, chaque branche sort indépendante et isolée de la paroi antérieure de la chambre feutrée. Chaque branche se ramifie énormément à partir de la base même. Leurs dernières ramifications finissent par une fine arborescence de trachéoles, disposée autour d'une cellule grasse. Les autres branches trachéennes antérieures ont la même disposition qu'au 1^{er} stade. A la partie antérieure du corps, apparaissent à ce stade les stigmates antérieurs

situés juste avant la ligne qui sépare les segments 2 et 3. Nous ne répéterons pas la description de ces stigmates, description qui a été largement faite par ENDERLEIN. Ces stigmates antérieurs prennent leur développement définitif au stade suivant.

Au 3^e stade, toutes les modifications de l'appareil respiratoire se portent dans la partie postérieure du corps. Après la deuxième mue, les stigmates changent encore de forme. La plaque sur laquelle débouchent les fentes respiratoires est plus grande, le nombre de fentes ayant augmenté d'une paire. Il y a, à ce stade, trois paires de fentes qui sont plus recourbées qu'au stade précédent, le nombre des arcs chitineux de chaque fente étant de 16 à 31 suivant l'espèce (fig. 20). Les chambres feutrées se sont beaucoup raccourcies en s'élargissant. La paroi antérieure, qui délimite les deux chambres réunies, présente tout d'abord deux orifices qui constituent l'origine des troncs trachéens principaux et deux autres qui marquent celle des troncs viscéraux (les trachées du tube digestif), enfin huit autres orifices : quatre de chaque côté qui représentent (fig. 16, Pl. II) la base des troncs trachéens du corps rouge. Les stigmates antérieurs, développés complètement, vont s'invaginer au début de la nymphose.

Stigmates non fonctionnels. — Au stade 2 et 3, les larves présentent encore une série de stigmates situés sur les côtés latéraux de chaque segment. Ce sont les stigmates non fonctionnels (fig. 32). L'ouverture de chaque stigmate est située du côté latéral du corps, un peu dorsalement et vers le bord antérieur de chaque segment. D'une forme ovale, cette ouverture est suivie par un canal très fin qui se dirige en haut et un peu postérieurement pour arriver à une des deux ramifications de la branche ventrale du tronc trachéen principal. Là où ce canal prend son origine, la couche épithéliale du tronc trachéen présente une structure un peu différente du reste. L'épithélium, plus épais, est formé à cet endroit d'un amas de cellules plus serrées et bien délimitées entre elles. L'épithélium du canal de ces stigmates non fonctionnels est presque semblable à la couche hypodermique de la paroi du corps. La matrice de ce canalicule passe dans l'hypoderme, sans que l'on puisse établir une distinction entre les deux

séries d'éléments (fig. 33). Les cellules sont un peu plus petites et plus minces. La couche chitineuse, toujours très mince

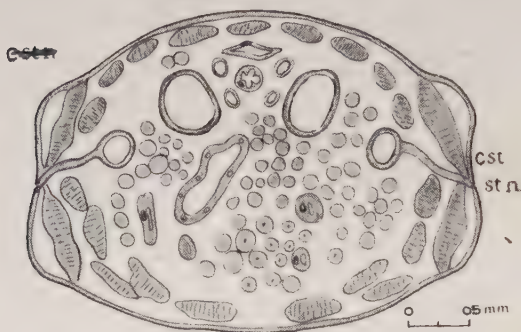


Fig. 32. — Larve aux 2^e et 3^e stades. Coupe transversale. — *cst*, canal stig matique ; *stn*, stigmates non fonctionnels.

cides par PANTEL (1909), et une étude plus complète en est donnée par THOMPSON (1920) chez la larve de *Miltogramma punctatum*.

Trachées et trachéoles. — Il est établi que l'absence de l'épaississement chitineux spiralé constitue le caractère principal de la structure des trachéoles. L'épithélium des trachées présente à l'intérieur un fort enduit chitineux disposé en une crête spiralee ; dans les trachéoles, cet enduit devient lisse et s'amincit en même temps. D'autre part, en étudiant la structure de ces éléments chez la larve de *Thryxion halidayanum*, PANTEL (1898) estime que les trachéoles se distinguent par le fait que les premières sont intracellulaires et les dernières intercellulaires. THOMPSON (1920) ne voit pas cette distinction chez la larve de *Miltogramma punctatum*.

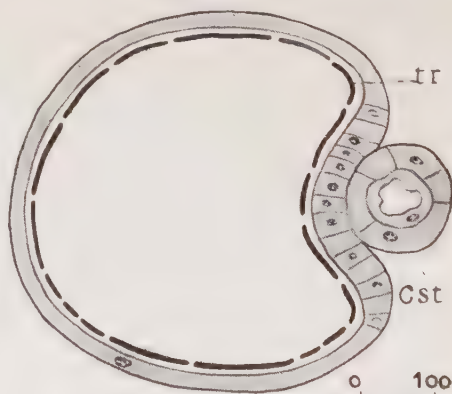


Fig. 33. — L'origine du canal stigmatique. — *tr*, trachée ; *cst*, canal stigmatique.

comme dans les trachées, présente l'aspect de la cuticule du tégument. A la mue, entre les 2^e et 3^e stades, cette couche chitineuse mue également. Des stigmates non fonctionnels ont été signalés chez les larves de Mus-

Au cours de nos recherches en étudiant la genèse des éléments du corps rouge, nous avons été obligés d'observer en même temps la formation des trachées et des trachéoles, et particulièrement celles qui constituent le réseau trachéen du corps rouge.

En général, les grosses trachées présentent un épithélium composé de cellules aplaties aux noyaux également aplatis, et à l'intérieur nous trouvons un enduit chitineux, disposé en spirale dans les trachées et le même enduit lisse et mince dans les trachéoles. Les cellules épithéliales sont d'autant plus aplaties que la trachée est plus grosse. Dans les petites trachées, les cellules de forme plus large prennent à l'endroit du noyau une épaisseur remarquable. Chez les larves d'Œstrides, à l'endroit où la trachée émet un nombre de ramifications, les cellules nous paraissent plus volumineuses; ceci s'explique du fait que le protoplasma se trouve distendu par les espaces libres constitués par la lumière des trachées qui partent de cet endroit et ont leur origine à l'intérieur de la cellule elle-même. Les noyaux de ces cellules ne sont pas plus grands que les noyaux des autres cellules épithéliales. Chez la larve de l'Hypoderme, à l'endroit où part un faisceau de trachées ou de trachéoles, se trouve une énorme cellule ou un noyau très grand (fig. 34) qui se différencie nettement des autres cellules de l'épithélium du tronc trachéen. Chez la larve primaire des Gastrophiles, l'épithélium de la paroi des dilatations trachéennes postérieures et des quelques branches trachéennes est à l'état d'une prolifération spéciale. Une partie des cellules se divisent et prennent une disposition linéaire. A l'intérieur du protoplasma se produit une vacuole allongée, qui, étant en relation d'un côté avec la lumière de la trachée, donnera par l'allongement de la cellule une trachéole. C'est le premier phénomène de trachéisation du protoplasma cellulaire ou une trachéisation intracellulaire. Cette vacuole transformée en un canal est disposée un peu latéralement, le noyau étant légèrement refoulé sur le côté opposé, pour contourner le noyau; le canal prend alors une direction un peu recourbée. L'ensemble de plusieurs cellules disposées ainsi bout à bout s'allonge de plus en plus.

prend l'aspect d'un tube grêle à lumière réduite et présentant de distance en distance les noyaux disposés alternativement. Ces petites trachéoles deviennent plus tard, au 2^e stade, de vraies trachées, caractérisées par l'épaississement chitineux spiralé à l'intérieur; ensuite, par l'élargissement de la lumière des tubes trachéens, les cellules de l'épithélium s'aplatissent en s'amincissant. A l'endroit où les trachées doivent donner des ramifications trachéennes ou trachéolaires, les cellules de l'épithélium étant le siège d'un nouveau processus de trachéisation augmentent de volume, et une partie de leur protoplasma s'oriente autour d'une vacuole, qui s'allonge ensuite

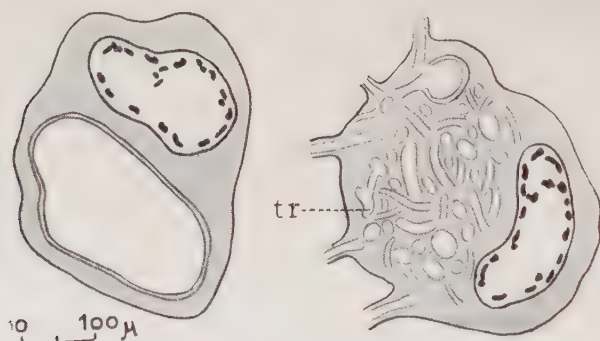


Fig. 34. — Cellules trachéales. Larve *Hypoderma bovis*. - tr, trachéoles.

pour donner des tubes trachéens nouveaux. Chez les larves de l'Hypoderme, ces cellules prennent une structure particulière, et leur noyau énorme présente des irrégularités de volume suivant la disposition multipolaire du protoplasma (fig. 34).

Sur les phénomènes qui commandent cette orientation linéaire du protoplasma cellulaire autour de la lumière d'une trachéole nous relevons ce que dit PANTEL : « Il est à supposer que la formation d'une trachéole au sein du protoplasma comporte un mécanisme très analogue à celui qui préside à la formation d'une trachée dans le bulbe massif du stigmate antérieur. Là, le phénomène a débuté par un clivage axial, peut-être bien imputable à un travail de transformation protoplasmique, pareil à celui que nous avons admis dans le phénomène préparatoire à la mue générale et compliqué d'une sécrétion intercellulaire ; peut-être bien aussi immédiatement

produit par cette sécrétion, Ici, il peut bien commencer par une sécrétion interne du protoplasma, dont le produit s'accumulerait suivant les directions marquées pour le trajet de la future trachéole et constituerait une véritable vacuole filiforme, destinée à être ultérieurement résorbée comme est résorbé le liquide trachéen. »

Dans le cas des cellules qui prennent part à la formation des trachéoles, le produit de sécrétion qui détermine les vacuoles filiformes est la chitine, qui va former l'enduit chitineux des trachéoles ; la sécrétion est donc primitivement intracellulaire, et, tant que les trachées restent intracellulaires, l'enduit chitineux doit être toujours considéré comme une sécrétion intracellulaire. PANTEL ajoute, d'après CARNOY, que « la présence de ces vacuoles détermine dans la trame réticulaire du protoplasma environnant une condensation très comparable à celle qui se fait contre la membrane même. « Rien d'étonnant, dès lors, que, pareillement à ce qui a lieu pour les membranes, il se produise ici une régularisation des trabécules et une transformation dont le résultat dernier est très comparable à une des nombreuses formes de plateaux ».

Ces éléments épithéliaux présentent donc la propriété particulière de donner naissance à ces trachéoles ; de cette propriété semblent jouir seulement certains éléments d'origine ectodermique, qui présentent une différenciation spéciale dès l'état embryonnaire. Ces éléments, au cours du développement embryonnaire, donneront les trachéoles primitives d'où dériveront plus tard le système trachéen.

Sur le problème de ce processus intracellulaire dans la formation des trachéoles nous reviendrons au cours de l'étude de l'organe rouge.

Glandes péristigmatiques. — Ces glandes ont été observées chez un grand nombre d'insectes. KEILIN (1913) donne une liste des insectes chez lesquels on a signalé ces organes. Le même auteur signale que le rôle de ces glandes a été démontré par GASAGNAIRE (1886) et BUNO WAHL (1900) (cités par KEILIN, 1913). D'après ces auteurs, la sécrétion de ces glandes enduirait d'une substance poisseuse les tubercules stigma-

tiques pour empêcher l'eau de mouiller les stigmates.

Chez les larves de Gastrophiles, ces glandes sont particulièrement développées aux 1^{er} et 2^e stades. Elles sont localisées autour des stigmates postérieurs. Ces glandes sont unicellulaires et font saillie dans la partie dorsale et latérale de la paroi de chaque dilatation trachéenne (chambre feutrée) (fig. 15, Pl. I). Leur nombre est variable; nous avons vu des larves qui présentaient tantôt une paire de glandes, tantôt trois paires de glandes. Quand elles sont plusieurs, alors elles se trouvent plus ou moins groupées. Ce sont de grosses cellules de forme variable. Chez des larves au 1^{er} stade, elles sont allongées en forme d'ampoule; au 2^e stade, elles sont plus globuleuses et par leur partie basale en contact avec l'épithélium trachéen elles communiquent avec la lumière de la chambre stigmatique; en voici les dimensions: au 1^{er} stade: longueur 120 μ largeur 100 μ ; au 2^e stade: 160-140 μ .

Au 1^{er} stade, ces glandes proéminent nettement hors de la masse épithéliale de la paroi stigmatique. Au 2^e stade, les glandes étant plus arrondies et les éléments de l'épithélium plus nombreux, elles paraissent plongées dans la paroi trachéenne. Le protoplasma de ces cellules prend fortement les colorants basiques; leur noyau est assez volumineux; le protoplasma est parcouru de nombreux canaux filiformes enroulés. Nous ne pouvons pas établir s'il y a plusieurs canaux ou un seul, mais nous constatons que la cellule se met en relation avec la cavité stigmatique par un ou plusieurs (deux ou trois) petits canaux sécréteurs. Imprégnées d'acide osmique, ces cellules prennent un aspect caractéristique: d'une part, on voit une quantité appréciable de graisse disposée en nombreuses gouttelettes; d'autre part, les fins canalicules s'imprègnent aussi d'acide osmique. Ce qui démontre que le produit graisseux élaboré par ces glandes s'écoule par les canaux pour arriver dans le feutrage chitineux de la chambre stigmatique. Il semble donc probable que le rôle de ces glandes serait d'élaborer le produit graisseux, qui, étalé sur les parois des chambres stigmatiques, empêcherait l'eau d'y pénétrer.

TISSU ADIPEUX.

Aucune étude spéciale de cet organe n'a été entreprise chez les Œstrides, notamment pour les Gastrophiles. L'étude de PRENANT (1901) s'adresse spécialement aux éléments du corps rouge, les cellules trachéales, et VANEY (1902) donne quelques détails sur ces éléments pendant la nymphose. En envisageant l'étude de cet organe chez les autres insectes, nous citerons les travaux classiques de PEREZ (1902 et 1900) sur les Fourmis et les Muscides. Il y a là une étude complète de l'évolution des cellules grasses pendant toute la vie larvaire et pendant la métamorphose. Nous trouvons également dans ces travaux un historique sur les études concernant le tissu gras chez différents insectes, de sorte que nous ne croyons pas nécessaire de répéter ici ce qui a été déjà dit.

Le tissu gras, composé d'éléments cellulaires, remplit chez les larves de Gastrophiles, comme chez tous les autres insectes, l'espace libre entre les organes de la cavité du corps. Les éléments de ce tissu sont disposés en cordon contigu, qui constitue une nappe de couche unicellulaire et repliée par endroits. Les cellules de ce tissu adipeux se différencient chez les Gastrophiles en deux sortes d'éléments, d'une part, les éléments qui constituent le corps gras et, d'autre part, ceux de l'organe rouge.

Chez la larve, le 1^{er} stade, au moment de l'éclosion, les cellules qui constituent le tissu gras sont presque uniformes et, sur des préparations fraîches, ces cellules présentent une certaine bipolarité. Leur forme est alors ovoïde. Les graisses apparaissent de bonne heure dans leur cytoplasme. Dans des larves, au moment de l'éclosion, fixées à l'acide osmique, les graisses apparaissent disposées en nombreuses gouttelettes. Sans acide osmique, il y a, dans les cellules, de volumineuses lacunes, mais en nombre réduit. Des lacunes communes peuvent occuper même la moitié du volume de la cellule (fig. 30, Pl. I). Le noyau de ces cellules est régulièrement arrondi, et les granules de chromatine sont très rapprochés. Une fois arrivées dans les tissus de l'animal parasité, les

larves commencent à se nourrir et grossissent peu à peu. Au cours de la croissance de ces larves et dès le premier stade, on observe une différenciation de ces éléments. Les cellules grasses se développent; celles qui sont comprises dans la moitié antérieure du corps prennent un plus grand développement et celles qui sont comprises dans la moitié postérieure restent plus petites. Les cellules de la partie antérieure resteront toujours des cellules grasses, tandis que les petites cellules postérieures sont en association avec le réseau trachéen, le corps rouge. Nous nous occuperons de ces éléments dans le prochain chapitre.

Avec l'âge, les cellules grasses, en augmentant de volume, perdent leur forme allongée pour une de plus en plus ovale.

Au 2^e stade larvaire, ces éléments, par l'accumulation des substances nouvelles, grandissent et deviennent presque ronds; leur protoplasme, de même aspect qu'au stade précédent, présente des trabécules radiaires qui délimitent des vacuoles à l'intérieur du cytoplasme. Tout de suite après la première mue, les cellules ont un diamètre de 150 μ , mais ce diamètre augmente toujours au cours de la croissance. A ces stades, la nappe de cellules grasses est bien délimitée des cellules qui constituent le corps rouge et qui présentent une autre sorte de groupement. Cette nappe, toujours constituée par une assise unicellulaire, est divisée en deux parties distinctes, deux moitiés latérales; chaque partie, en forme de lame très étalée, présente de nombreux plis contournant les glandes salivaires et les autres organes du corps. La coloration des cellules grasses est rose et se distingue de celle du corps rouge, qui est toujours rouge-sang. Suivant l'état de la coloration du sang de la larve, ces cellules peuvent quelquefois prendre des nuances plus rouges, de sorte qu'en regardant par transparence le corps de la larve on ne voit pas quelquefois une différence de couleur entre les deux éléments; mais à la dissection sous l'eau, le tissu adipeux étant lavé, il reprend sa couleur rose pâle, presque blanche, tandis que les cellules du corps rouge perdent plus difficilement leur couleur rouge-sang.

Au 3^e stade, les cellules grasses augmentent énormément.

Chez les larves de différentes espèces, les dimensions de ses éléments sont pour *G. inermis* 100-250 μ ; pour *G. intestinalis* 300-600 μ . On remarque, proportionnellement à la taille de l'animal, les dimensions trop grandes de ces cellules grasses. Chez d'autres Œstrides, l'Hypoderme, dont la larve est plus grosse que celle de Gastrophiles, les cellules grasses n'ont qu'un diamètre de 100 μ . Le noyau de ces cellules reste proportionné à la quantité de cytoplasme très réduite. Il est toujours plus petit, par exemple, que le noyau des cellules de l'épithélium de certaines trachées ou trachéoles avoisinantes. A ce stade, la graisse accumulée en grande quantité est répartie dans le cytoplasme sous forme de grosses gouttes mobiles chez les cellules non fixées. A la dissection d'une larve, après qu'elle est restée quelques minutes dans l'eau, on s'aperçoit que les cellules présentent deux zones distinctes, suivant un diamètre horizontal. Les graisses étant plus légères s'accumulent dans l'hémisphère supérieur, et cette zone présente une coloration blanche opaque. L'hémisphère inférieur transparent contient le protoplasme dépourvu des gouttelettes de graisses. Il nous est arrivé de fixer dans l'acide osmique des cellules présentant cette polarisation de la masse grasseuse: Une moitié de la cellule présente alors de grosses plaques noires, tandis que l'autre moitié ne présente plus que de rares petits points noirs. D'ailleurs, quand on fixe à part une partie du tissu gras par n'importe quel procédé, il se produit souvent ce déplacement dans la disposition des graisses à l'intérieur de ces cellules. La véritable structure de ces éléments ne se précise que sur les larves fixées *in toto*.

Il nous reste à ajouter quelques détails sur la relation de ces cellules avec les dernières ramifications trachéennes. Chez les jeunes larves du 1^{er} stade, le réseau trachéen est presque uniforme pour tout le tissu adipeux. Plus tard, après la différenciation des éléments du corps rouge, les ramifications trachéennes aboutissant aux cellules grasses du corps adipeux ne présentent pas la même disposition tout le long de la nappe adipeuse. Les cellules avoisinant le corps rouge ont, autour d'elles, un réseau plus riche que les cellules anté-

rieures. Au premier stade, une des dernières trachéoles aboutissant à une cellule grasse ne pénètre que superficiellement à l'intérieur du cytoplasma de ces cellules ; la trachéole accolée d'abord à un côté de la cellule la contourne en surface avant de pénétrer à l'intérieur ; le plus souvent, la trachéole ne pénètre pas dans le cytoplasma et passe sur une autre cellule avoisinante. Par la croissance de la cellule adipeuse au cours des 2^e et 3^e stades, les ramifications trachéennes se multiplient autour de la cellule grasse et restent incluses dans la masse cytoplasmique ; les trachéoles restent plutôt dans la zone périphérique ; elles n'arrivent que rarement au voisinage du noyau (fig. 32, Pl. IV).

ORGANE ROUGE. — CELLULES TRACHÉ^{al}~~ENNES~~.

L'ensemble des grosses cellules de couleur rouge-sang qui remplit la moitié postérieure de la cavité du corps des larves de *Gastrophiles* constitue un organe spécial que PRENANT (1901) a désigné sous le nom d'organe rouge. Cet organe fait suite au corps adipeux, qui se trouve situé à la partie antérieure. Les grosses cellules qui composent l'organe rouge se distinguent des éléments du tissu adipeux par la couleur et par une riche arborescence trachéolaire qui parcourt leur cytoplasme. L'organe rouge développé chez les larves de *Gastrophiles* est signalé également chez les larves de *Coboldia* et *Gyrostigma* (ENDERLEIN, 1899). Cet organe ne paraît pas exister chez d'autres larves d'insectes.

Historique. — Les premières études concernant ce corps rouge sont celles d'ENDERLEIN (1899) et de PRENANT (1900). Dans ces études, nous trouvons un historique détaillé sur tout ce qui a été publié jusqu'à cette date ; nous ne le répéterons pas. ENDERLEIN a traité la partie morphologique de l'appareil respiratoire des cellules trachéales, et PRENANT étudie ces cellules au point de vue cytologique. Tous les deux n'ont traité ces éléments que sous l'aspect qu'ils présentent au dernier stade larvaire. Nous ne trouvons rien dans ces travaux sur l'origine de ces éléments, ou l'aspect qu'ils présentent chez les jeunes larves de 1^{er} ou de 2^e stade. A cette

époque-là, la biologie des Œstrides était encore très peu connue. Les jeunes stades larvaires étaient introuvables, de sorte que, faute d'observations suffisantes, ces deux auteurs n'ont pu établir à propos de l'origine de ces éléments que des conclusions très limitées. Plus tard même, les larves au 1^{er} stade restant introuvables, l'étude de ces éléments ne put se réaliser, et, depuis la date des publications de ces deux auteurs, on n'a rien ajouté à cette question. Nous allons signaler au chapitre de Physiologie quelques publications concernant le rôle de cet organe. Mais nous pouvons affirmer, dès maintenant, que ce rôle n'a pu être précisé.

Avant d'exposer les résultats de nos observations concernant cet organe, nous ferons d'abord une courte analyse des données établies par ENDERLEIN et PRENANT. ENDERLEIN précise d'abord la morphologie générale de ces éléments; il voit que les cellules trachéennes du corps rouge sont disposées à la partie postérieure du corps autour de huit troncs trachéens coniques. Les ramifications intimes de ces trachées « portent de grandes cellules particulières ou cellules trachéales. La branche trachéenne, qui aborde une cellule, se bifurque avant d'y pénétrer plusieurs fois et conserve jusqu'à son entrée dans la cellule son fil spiral. Dans la cellule, ces branches aériennes se partagent en un très grand nombre de capillaires fins, qui se ramifient à leur tour, deviennent de plus en plus fins à leur extrémité, et finalement se terminent en s'entortillant et s'enchevêtrant; la cellule, sur les coupes, est remplie de petits anneaux qui sont la section d'autant de ramuscules trachéens. La cellule s'étire au pôle supérieur en un fin filament ou prolongement cellulaire qui contient un capillaire trachéen et pénètre dans une des cellules voisines. Parfois, une seule cellule possède deux ou plusieurs prolongements semblables qui peuvent, au lieu de s'ouvrir dans d'autres cellules, se terminer librement. Le noyau cellulaire très gros renferme deux formes de nucléoles : les unes sont grandes, de forme irrégulière, faiblement colorées par la fuchsine; les autres beaucoup plus petites et sphériques, très réfringentes et très fuchsinophiles ». Quant à leur nature, cet auteur ne les considère pas comme des

cellules grasses, parce qu'il ne trouve pas qu'elles contiennent des graisses. ENDERLEIN estime que ces cellules sont des cellules trachéennes terminales, cellules appartenant à l'épithélium des dernières ramifications trachéennes. Parce que, dit ENDERLEIN, « si elles étaient des cellules grasses, les capillaires trachéens devraient pénétrer de l'extérieur dans les cellules adipeuses et avec eux les cellules de la matrice des trachées. Or, la pénétration des cellules dans d'autres cellules est invraisemblable; il faut donc bien que les capillaires soit formés par la cellule même, comme dans les cellules trachéales terminales typiques, ce qui plaide en faveur de l'assimilation des cellules trachéales à de véritables cellules terminales ».

PRENANT observe, tout d'abord, que la cavité du corps est occupée en majeure partie par l'organe rouge, ensuite que l'ensemble des cellules trachéales est divisé en deux lobes, ayant chacun un tronc trachéen commun. D'après des coupes en séries, il observe que chacun de ces troncs se divise bientôt en deux autres branches, desquelles naissent ensuite un certain nombre de ramifications qui fournissent enfin une branche, qui n'éprouve plus guère que deux divisions, dont chaque rameau terminal aboutit à une cellule et y pénètre. « Chaque cellule trachéale est ainsi appendue à un rameau trachéen suscellulaire ».

En ce qui concerne la nature des cellules trachéales, PRENANT estime que ces éléments sont également des cellules trachéennes transformées : « La cellule trachéale de l'Œstre du Cheval est un type cellulaire entièrement nouveau, ne ressemblant en rien à celle que les auteurs ont décrite. Elle est, si je puis dire, plus parfaitement trachéale d'une trachée plus trachéale que ceci », et sur la formation de ces éléments, PRENANT ajoute : « Vers l'extrémité postérieure de l'organe rouge, les cellules deviennent de plus en plus petites, et on en trouve dans cette région qui sont de dimensions tout à fait minimales. Il semble que la partie postérieure de l'organe renferme les cellules les plus jeunes et qu'elle représente une sorte de matrice pour le reste de l'organe rouge. » L'étude de cet auteur comprend encore des données sur la relation entre

les éléments du corps rouge et ceux du corps adipeux. « L'organe rouge et le corps adipeux se continuent directement l'un après l'autre. Mais il ne s'agit pas seulement d'une continuation strictement anatomique. En avant de l'organe rouge, les cellules montrent de façon indéniable un passage complet régulier au corps adipeux. Il y a même des relations dans leur structure histologique. On ne trouve d'abord que quelques rares et fines gouttelettes graisseuses contre la paroi extérieure de la cellule, et, à mesure que le nombre et la grandeur de ces gouttes augmentent, le nombre des capillaires trachéens diminue jusqu'à ce qu'il ne reste plus que la cellule graisseuse typique avec ses rares capillaires. Au point de vue histologique, les cellules de l'organe adipeux ne sont autres que des cellules trachéales de l'organe rouge qui se sont transformées. « Bien que les cellules graisseuses offrent des caractères distincts, les deux espèces cellulaires sont néanmoins très semblables, et la transition de l'une à l'autre est tout à fait remarquable. » D'après l'auteur, il y aurait pendant la vie larvaire une transformation constante des cellules du corps rouge en cellules grasses, ceci par l'augmentation de la graisse dans les cellules trachéales et par la disparition des trachées intracytoplasmiques. Pour que la transformation soit complète, il faut, en effet, que les cellules trachéennes, qui ne renfermaient pas de graisse, s'engorgent complètement. Il faut, d'autre part, que ces mêmes cellules, qui se distinguent par la présence d'une ramification intracellulaire de trachée, perdent leur système trachéen. De ces deux modifications, l'une progressive, l'autre régressive, résulte la cellule adipeuse parfaite.

Nous voyons que ces deux auteurs sont d'accord sur la nature ectodermique des éléments de l'organe rouge. Ils considèrent les cellules trachéales comme des cellules trachéennes terminales transformées, et PRENANT, en particulier, voit une transformation de ces éléments en cellules grasses, transformation qui aurait lieu pendant la vie larvaire.

Ajoutons à cet historique le fait signalé par PRENANT, SCHRÖDER VAN DER KOLK (1845), qui considérait les cellules trachéales comme des cellules adipeuses métamor-

phosées. Nous sommes donc en face de deux thèses différentes sur la nature des cellules trachéales : d'une part, celle de SCHRÖDER, qui suppose que les cellules trachéales sont des cellules grasses métamorphosées et, d'autre part, celles d'ENDERLEIN et de PRENANT, qui considèrent ces éléments comme des cellules trachéennes terminales transformées. Un autre problème se pose également, celui de la transformation progressive des cellules trachéales en cellules adipeuses. D'après PRENANT, le vrai corps adipeux des larves de *Gastrophiles* serait formé d'éléments de deux origines différentes : d'une part, de cellules grasses d'origine mésodermique et, d'autre part, de cellules grasses d'origine ectodermique, ce qui est en contradiction avec toutes les données de l'embryologie.

Évolution de l'organe rouge chez la larve au 1^{er} stade.

Nous avons déjà établi qu'à la fin de la vie embryonnaire, les larves présentent un corps adipeux composé d'éléments uniformes. Très peu de temps après l'éclosion, il y a deux phénomènes qui se passent dans la partie postérieure de cet organe. D'une part, les cellules, toujours disposées en une nappe unicellulaire, s'orientent autour des quatre paires de troncs trachéens (troncs trachéens du corps rouge) (fig. 1, Pl. I). D'autre part, la paroi de ces trachées présente une prolifération active d'où résulte un riche réseau de petites trachées qui pénètrent entre les cordons cellulaires du corps gras (fig. 5, Pl. I). Les cellules grasses disposées maintenant autour des troncs trachéens gardent encore leur anastomose réciproque. La séparation des cellules se fera plus tard. Dans la partie postérieure du corps, il y a encore deux troncs principaux trachéens et la paire de trachées intestinales. Mais il est à remarquer que les cellules grasses ne se disposent pas autour de ces trachées, et que la paroi de ces trachées n'est pas le siège de la prolifération d'un réseau trachéen spécial ; de sorte qu'il y a une étroite relation entre l'orientation des cellules grasses et la prolifération trachéolaire spéciale des trachées du corps rouge.

Au cours de la croissance de la larve pendant ce stade, les cellules grasses de la région postérieure n'ayant pas l'espace de se développer restent toujours plus petites que celles qui sont situées dans la partie antérieure ; de sorte que, dès maintenant, commence une différenciation de ces deux éléments. D'ailleurs, cette différenciation progressive de taille de la partie postérieure vers la partie antérieure reste constante pendant toute la vie larvaire. La différence anatomique entre les deux organes, organe rouge et organe adipeux, s'établit du moment où le groupement des cellules grasses autour des troncs trachéens est accompli. A partir de cette date, on observe que les cellules du corps rouge sont disposées en forme de grappes autour de certains troncs trachéens (fig. 2, Pl. I), tandis que le reste est disposé en une nappe d'une couche unicellulaire.

Les cellules de l'organe rouge ont une forme ovoïde, et leur polarité, très apparente au troisième stade, n'est pas définie à ce stade ; l'accolement entre leur protoplasma et les branches trachéales se fait indifféremment à la surface de la cellule. La polarité de ces cellules commence à apparaître plus tard au cours de la croissance et après que s'est accomplie en entier la soi-disant trachéisation. La branche trachéenne qui arrive à une cellule adipeuse et qui fournira les trachéoles de cette cellule peut atteindre la cellule, soit à une de ses extrémités, soit à sa partie moyenne. Ordinairement, chaque cellule est un peu étirée à ces deux extrémités au point d'attache avec d'autres cellules, ce qui oblige la branche trachéenne à atteindre les cellules plus ou moins latéralement sur un de ses côtés. Au début, la branche trachéenne reste accolée à une cellule et peut passer pour finir à une autre cellule. Le passage de la trachée peut se faire par une des extrémités effilées de la cellule ; elle passe directement sans prendre une attache très importante avec le protoplasma de la cellule, ou bien le bout d'une trachée qui finit sur une cellule grasse peut s'entortiller et faire un crochet ou peut rester en ligne droite, ceci quand le fil trachéen n'est pas très long. Les cellules, une fois orientées et accolées plus ou moins aux branches filiformes trachéennes (fig. 3, Pl. I), il se

produit à ce moment-là un épanouissement de la trachée autour de chaque cellule. Cet épanouissement se fait progressivement jusqu'à la fin du 1^{er} stade. Les branches trachéolaires, en nombre réduit au début, se divisent ensuite abondamment et enveloppent la cellule grasse. La cellule grossissant, les trachéoles se trouvent à un moment donné englobées dans la masse protoplasmique. Nous verrons plus tard qu'il n'y a pas une fusion du protoplasma des trachéoles avec celui de la cellule.

En même temps que se poursuit cette multiplication des branches trachéolaires à l'intérieur de la cellule, nous remarquons encore que, contrairement aux cellules adipeuses antérieures appartenant au corps gras, la quantité des graisses accumulées n'augmente pas en même proportion que le volume du cytoplasme de la cellule. Le noyau grossit lui aussi, mais il reste toujours un peu plus petit que les noyaux des cellules de l'épithélium des branches trachéales aboutissant à ces cellules.

Évolution de l'organe rouge chez la larve au 2^e stade.

A ce stade, les trachées de chaque cellule trachéale continuent à se ramifier à l'intérieur de la cellule ; les anciennes trachéoles deviennent trachées par la chitinisisation plus forte de l'enduit chitineux, qui présente encore l'épaississement spiralé ; les cellules grasses, devenues trachéales, s'isolent en partie et deviennent plus globuleuses qu'au stade précédent. Les anastomoses avec les autres cellules se rompent, et il reste encore un bout de protoplasma effilé à une ou aux deux extrémités de la cellule. A ce stade, cette forme est un peu différente d'après l'état de développement du corps de la larve et quelquefois varie avec l'espèce. Ainsi, chez le *G. meridionalis*, les larves vivant au 2^e stade à l'intérieur de certaines tumeurs ont un corps plus développé avec les derniers segments non repliés à l'intérieur du corps. Le système trachéen et les stigmates présentent un moindre développement, alors que les cellules trachéales, ayant probablement beaucoup plus d'espace, sont plus développées et plus arrondies que chez les larves des autres espèces. Les canaux filiformes trachéens sont disposés vers la moitié

externe du cytoplasma. Le cytoplasma est plus homogène autour du noyau. Leur noyau présente une chromatine disposée, d'une part, en de courts filaments entortillés et groupés en cordons vers sa périphérie; d'autre part, il y a dans chaque noyau 6 jusqu'à 8 grains ronds et compacts de substance nucléolaire.

La branche commune trachéenne qui arrive à une cellule grasse grossit son calibre et se raccourcit à la fois; en même temps commence à se définir le hile de la cellule trachéale. L'épithélium de cette branche trachéenne est bien développé pendant ce stade, et les cellules constituent une couche assez épaisse autour de la couche chitineuse. Les cellules de l'épithélium de la trachée présentent un développement particulier au voisinage de la cellule trachéale, à l'endroit où elle fournit des trachées pour deux ou trois cellules. Le noyau de ces cellules est bien développé et généralement plus gros que le noyau de la cellule trachéale (fig. 11, Pl. I).

*Relation entre le protoplasma des cellules grasses
et celui des trachées et des trachéoles.*

Au 2^e stade, les larves arrivées au terme de leur croissance passent la mue pour le 3^e stade. A ce moment-là, se produit, d'une part, l'élaboration d'une nouvelle couche chitineuse du tégument et, d'une autre part, l'élaboration d'une nouvelle chitine de tout le système trachéen. Or, pendant ce temps-là, il y a également un renouvellement de la couche chitineuse des trachéoles des cellules du corps rouge; c'est alors qu'on peut se rendre compte de la relation des deux protoplasmes, celui des cellules grasses et celui de l'épithélium trachéen. Nous avons vu que, dès le stade primaire, les branches trachéennes étaient accolées à la surface des cellules grasses et qu'ensuite les ramifications des trachées enveloppaient ces cellules. Au cours de la croissance, le protoplasme de ces cellules augmentant de volume se dispose autour de ces ramifications en les enveloppant, de sorte qu'elles deviennent en somme presque intracellulaires. En regardant entre lame et lamelle sans aucune fixation ou coloration

de petits fragments du corps rouge des larves au 2^e stade, on peut bien remarquer que les cellules attachées toujours aux courtes branches trachéennes ont un contour bien net, indépendant des branches trachéales qui se ramifient dans son cytoplasme. Certaines de ces branches ne pénètrent pas à l'intérieur du cytoplasme, mais elles se ramifient à la surface de la cellule. Les noyaux épithéliaux trachéens arrivent jusqu'au voisinage de la cellule grasse; cette fois, le protoplasme de la cellule grasse, replié autour du protoplasme des branches trachéennes, cache une partie du noyau des cellules épithéliales (fig. 11, Pl. I). Souvent on remarque qu'une des branches de la trachée qui gagne une cellule grasse étale sa couche épithéliale à la surface de la cellule, et on voit alors le noyau de la cellule épithéliale accolé d'un côté de la cellule trachéale (fig. 30, Pl. IV).

Sur des préparations fixées, sur des coupes de larves en train de muer, on voit que le système trachéal de ces cellules de l'organe rouge mue également à ce moment-là, ceci à n'importe quelle fixation et à la simple coloration avec l'hématoxyline. Les trachées et les trachéoles de ces cellules présentent dans leur lumière l'ancienne chitine de la paroi épithéliale, qui sera rejetée ou résorbée. Ces cellules trachéales montrent une structure particulière (fig. 29, Pl. IV). Le cytoplasme semble composé de deux sortes de cytoplasme. Autour de chaque branche trachéenne ou trachéolaire qui parcourt la cellule, une zone de protoplasme se colore nettement plus foncée que le reste du protoplasme. Autour des branches plus grosses, il y a un contour protoplasmique tout à fait indépendant du protoplasme de la cellule. C'est le protoplasme des cellules épithéliales englobées dans la masse protoplasmique de la cellule adipeuse. Autour de ces grosses branches et autour des plus fines ramifications trachéolaires, le protoplasme de la cellule grasse est plus clair et ne présente que quelques petites granulations de condensation accolées toujours autour de la paroi des trachéoles. La régénération de la nouvelle cuticule de ces trachéoles se fait tout au long du réseau trachéen, mais on remarque que souvent il se constitue un grand contour chitineux autour de plusieurs petites trachées.

C'est-à-dire que, dans certains endroits, des trachées plus grosses, en avançant dans les cellules grasses, prennent la place de plusieurs petites ramifications. En général, l'étude histologique du corps rouge au moment de la mue entre le 2^e et 3^e stade montre une indépendance complète entre les éléments constitutifs de la cellule grasse et les éléments de l'épithélium du réseau trachéen. Nous reviendrons plus loin sur la terminaison des trachéoles à l'intérieur des cellules grasses.

L'organe rouge chez la larve au 3^e stade.

Les cellules trachéales, isolées complètement les unes des autres, présentent à ce stade une polarité suffisamment déterminée. Les cellules sont de forme généralement globuleuse. Un des pôles, le pôle libre de la cellule, est étiré en un court effilement. Par l'autre pôle, le hile de la cellule reçoit le rameau terminal d'une des courtes branches de la trachée auquel elle est appendue. La disposition des rameaux trachéaux à l'intérieur des cellules offre des différences d'après l'endroit où elles se trouvent. Les cellules antérieures ayant eu plus d'espace pour se développer sont plus volumineuses et plus globuleuses; les rameaux trachéolaires, amplement étalés, sont disposés plutôt dans la zone périphérique. Vers la partie postérieure, les cellules plus serrées dans un espace plus restreint sont un peu moins volumineuses et ont une forme plus allongée. Les ramifications trachéennes, très serrées et disposées alors presque parallèlement, arrivent à parcourir le protoplasme jusqu'au voisinage des noyaux (fig. 29, Pl. IV). Les cellules épithéliales des branches trachéales aboutissant à ces cellules sont plus aplaties. La lumière de la trachée étant plus grosse, la couche protoplasmique de l'épithélium est beaucoup plus mince qu'au stade précédent. Les noyaux de ces cellules sont également très aplatis; la cellule trachéale présente à ce stade une structure très peu différente de celle du second stade. A l'intérieur du cytoplasme, les graisses ne sont pas disposées proportionnellement; elles dépendent du volume de la cellule et de la richesse de l'arborisation trachéenne. Les cellules de la partie antérieure de l'organe sont beaucoup plus

imprégnées de graisse que les cellules situées vers la partie postérieure. Le protoplasme présente un complexe des travées en disposition généralement radiaire, anastomosées de place en place (fig. 32, Pl. IV).

Ces travées cytoplasmiques se ramifient vers la périphérie de la cellule et forment habituellement un réseau plus serré. Les mailles de ce réseau protoplasmique sont remplies par les coupes des trachées et des trachéoles et par quelques petits globules de graisse. Là où les trachéoles sont moins abondants et où la cellule est plus globuleuse, le cytoplasme présente autour du noyau une zone périnucléaire plus homogène. Néanmoins, ici, les travées radiaires cytoplasmiques arrivent jusqu'au noyau. Dans les cellules où le réseau trachéolaire est très serré, on ne peut guère distinguer des travées ou filaments cytoplasmiques. Le cytoplasme est réduit à des lamelles très minces entre les capillaires trachéolaires. Le noyau présente la même structure. Sa chromatine est disposée en deux sortes d'éléments figurés: d'une part, de mottes cordiformes, composées de morceaux anguleux et, d'autre part, de nucléoles arrondis, au nombre de 6 à 8 dans chaque noyau.

*Terminaison des trachéoles dans le cytoplasme des cellules
de l'organe rouge.*

Nous avons déjà traité en partie cette question en étudiant les cellules trachéales chez des larves en train de passer la mue du 3^e stade. PRENANT s'est efforcé de découvrir les terminaisons des trachéoles dans le cytoplasme des cellules trachéales. Mais il le dit lui-même : il n'est pas arrivé à déterminer la partie terminale d'aucune trachée. D'autre part, voici ce qu'on a pu remarquer sur les terminaisons des ramifications trachéales dans les tissus de certains organes chez d'autres insectes. Chez *Enstalix* WAHL estime que les derniers capillaires trachéens se terminent dans les organes par une véritable ouverture. Chez *Periplaneta*, PETRUNKEWITSCH dit que, dans l'épithélium intestinal, les capillaires pénètrent à l'intérieur des cellules et finissent, sans nous dire de quelle manière, dans la couche striée des cellules intesti-

nales. Dans les tubes de Malpighi, chez *Hydrophilus picens*, SCHNEIDER estime que les capillaires trachéens finissent par un infundibulum fermé (aveugle). Dans des cellules adipeuses, chez *Ergastes*, les capillaires trachéaux pénètrent jusque dans leur cytoplasme (THULIN); mais, chez la plupart des insectes, d'après SCHNEIDER, les capillaires restent seulement étalés autour des cellules grasses et ne pénètrent pas à l'intérieur du cytoplasme.

Pour les cellules du tissu gras des larves de Gastrophiles, nous avons vu que le cytoplasma est toujours parsemé de capillaires qui pénètrent profondément dans la cellule même jusqu'au voisinage du noyau. En examinant sur des coupes les cellules de l'organe rouge pendant la mue, nous avons observé une indépendance du cytoplasme des capillaires à l'égard du cytoplasme de la cellule trachéale. Autour du tube trachéen plus gros, la différence de structure entre les deux protoplasmes est nette. En suivant les dernières ramifications trachéales, il est facile d'observer que la paroi très mince, mais distincte, est entourée d'une zone circulaire claire : le protoplasme de la cellule trachéale. Sur des coupes obliques, dans le sens de certaines de ces trachéoles, leur paroi apparaît plus épaisse et le protoplasme toujours plus foncé à la coloration par l'hématoxyline, de sorte que la terminaison des trachéoles doit se faire ici par un bout fermé, comme les terminaisons trachéales dans les cellules du tube de Malpighi chez *Hydrophilus piceus*.

Autres cellules trachéales chez les larves des Gastrophiles.

a. *Cellules trachéales périgénitales.* — En dehors des groupes de cellules trachéales qui composent l'organe rouge, il y a encore dans le corps de la larve des Gastrophiles quelques groupes composés de cellules également trachéales. Un de ces groupes se trouve situé autour de chaque gonade primitive. Nous les désignons comme cellules trachéales périgénitales. Les glandes génitales, les gonades primitives sont différenciées dès le début du 2^e stade. A ce moment, chaque gonade est représentée chez les Gastrophiles par un

petit groupe très réduit de quelques cellules et situé dans la partie dorsale du corps du 19^e segment (fig. 25, Pl. III). Les deux groupes de cellules représentant les deux gonades sont plongés dans la masse de tissu adipeux. Tant que l'ébauche génitale n'a pas commencé son évolution, ces cellules adipeuses, qui contournent la gonade, ne présentent aucune particularité dans leur structure (fig. 23, Pl. III). Quand la larve passe au 3^e stade, la gonade commence à se développer lentement. A ce moment-là, une partie des cellules grasses environnantes subissent un phénomène de trachéisation. Autour de la gonade, un tronc trachéen part du tronc principal latéral correspondant. Les dernières ramifications de ces trachées, qui aboutissent autour de la gonade, se multiplient et envahissent les cellules grasses avoisinantes. Au cours de la croissance, les cellules adipeuses grossissent et, à ce moment-là, se passe un phénomène semblable à celui qui a eu lieu dans la formation des cellules trachéales du corps rouge. Les branches trachéennes arrivent à parcourir la couche extérieure protoplasmique de ces cellules grasses. Ici, les tubes trachéolaires ne pénètrent pas profondément dans le cytoplasme comme chez les cellules trachéennes de l'organe rouge, et le noyau de ces cellules adipeuses ne change pas de structure.

L'apparition de ces nouvelles cellules trachéales étant en relation avec l'évolution de la larve démontre qu'elles doivent avoir un certain rôle dans l'échange des éléments des glandes génitales.

b. *Cellules trachéales sous-cutanées*. — **ŒNOCYTES**. — **PRENANT** (1900) a déjà signalé que certaines cellules situées dans les deux dilatations latérales de quelques segments postérieurs, entre le tégument et les muscles, présentent un réseau trachéal analogue aux éléments de l'organe rouge. Ces cellules ont été considérées par l'auteur comme des cellules trachéales erratiques, et il les a désignées sous le nom de cellules trachéales sous-cutanées. L'auteur a même supposé que ces cellules avaient un rôle œnocytaire ; pour lui, d'ailleurs, les cellules trachéales du corps rouge ne seraient au pis que des vraies œnocytes. En effet, chez les larves de *Gastrophiles*, on n'a encore décrit aucun autre élément pouvant correspondre

aux œnocytes qui se trouvent chez un grand nombre de larves d'autres insectes.

Ces cellules, dont PRENANT observe la présence chez les larves au dernier stade, nous trouvons qu'elles existent à partir du 1^{er} stade dès l'éclosion même de la larve et qu'elles persistent pendant toute la vie larvaire sur des larves au 3^e stade ; elles sont faciles à observer, même à l'œil nu. On voit par transparence dans chaque renflement latéral des segments, immédiatement sous la cuticule, un amas de grosses cellules de couleur blanche ou rose pâle ; elles sont disposées irrégulièrement, mais paraissent contourner une arborescence trachéale. Ces cellules se trouvent dans tous les segments depuis le 4^e jusqu'au 11^e. Ces éléments ne restent pas seulement dans les limites des dilatations des segments ; on les trouve souvent en dehors de cette limite (fig. 35). Examinée à un faible grossissement, chaque cellule présente une arborescence trachéenne à peu près semblable à celle des cellules de l'organe rouge. La disposition des ramifications trachéennes se rapproche beaucoup de celle des cellules trachéales périgénitales. Nous allons étudier ces éléments tout d'abord chez la larve primaire et ensuite chez les larves secondaires et tertiaires.

Chez la larve au 1^{er} stade (fig. 33, Pl. IV), ces cellules, toujours situées sur les deux parties latérales des segments, dans l'espace entre le tégument et les muscles, sont au nombre de 5 à 10 et même davantage ; le nombre en est d'autant plus grand que les segments sont plus postérieurs. Leurs dimensions varient au cours de la croissance de la larve ; en les



Fig. 35. — *G. intestinalis*, larve au 3^e stade. — *G. intestinalis*, vue latérale pour figurer les cellules trachéales latérales (œnocytes).

comparant avec celles des cellules grasses, elles apparaissent plus grandes d'un tiers environ ; de forme ovoïde, elles sont plus effilées à une de leurs extrémités. Elles présentent entre elles des anastomoses qui les font paraître disposées en file de 3 ou 4 cellules. D'autre part, ces cellules émettent de grêles travées protoplasmiques, qui aboutissent aux éléments hypodermiques. Il y a encore une ou deux fines trachées qui sont accolées à la surface de ces cellules. Ces trachées proviennent d'un rameau trachéen, qui dérive lui-même du tronc trachéen commun latéral : ce rameau, s'insinuant entre les muscles latéraux, vient se ramifier dans ces compartiments du corps de la larve. Le protoplasme de ces cellules, d'un aspect plus compact, se colore plus fortement que les cellules grasses. Ces cellules présentent, à l'intérieur, des vacuoles plus petites et plus irrégulières que celles des cellules grasses. La fixation osmique décèle des graisses réparties en de rares et très fortes gouttelettes. Dans le cytoplasme, on observe encore de nombreux grains légèrement éosinophiles. Le noyau, bien développé, paraît plus volumineux que celui des cellules grasses et des cellules hypodermiques. Mais la structure ne diffère en rien des noyaux de ces derniers éléments. Si nous considérons ces cellules comme œnocytes, d'après les faits établis par les embryologistes, elles semblent être d'origine hypodermique. Particulièrement STENDEL (1912), qui a étudié les œnocytes chez *Ephestia*, voit qu'elles dérivent nettement de l'hypoderme. Sur des coupes de larves de Gastrophiles au moment de l'éclosion, nous observons, nous aussi, des figures qui attestent une origine semblable. D'ailleurs, dès le début du stade larvaire, ces cellules présentent un aspect très différent de celui des cellules adipeuses, ce qui marquerait déjà une nette différenciation dès le stade embryonnaire.

Chez la larve aux 2^e et 3^e stades, la morphologie des cellules trachéales sous-cutanées nous paraît particulièrement intéressante. La branche trachéenne accolée à chaque cellule multiplie ses ramifications autour de la cellule. Le plus souvent, les ramifications trachéales proviennent de plusieurs branches ; ici, il y a donc un point de différence avec les

cellules trachéales du corps rouge. Celui-ci étant toujours abordé par une seule branche trachéenne, il survient une sorte de bipolarité dans la forme de ces cellules. Dans les cellules trachéales latérales, cette bipolarité est moins apparente, justement parce qu'il y a souvent plusieurs branches trachéennes qui aboutissent à chaque cellule.

A l'intérieur du cytoplasme de la cellule, les ramifications trachéolaires situées dans la zone périphérique ont une disposition moins régulière que dans les cellules trachéales du corps rouge. Les trachéoles sont moins rapprochées et sont plus enchevêtrées dans la masse cytoplasmique (fig. 34, Pl. W). Au cours de la croissance, la cellule grossit, en même temps la quantité de graisse augmente considérablement. A la fixation osmique, les graisses apparaissent dispersées en fines gouttelettes très denses. Si on compare la disposition des graisses dans les cellules adipeuses et dans les autres cellules trachéales, on observe qu'elle n'est pas la même chez tous ces éléments.

Les cellules adipeuses contiennent une plus grande quantité de graisse, et cette graisse est disposée en grosses gouttes dans la masse cytoplasmique, quelquefois sous forme de grosses boules ou plaques étalées. Les cellules trachéales du corps rouge contiennent une quantité très réduite de graisse, et cette quantité est d'autant plus réduite que les cellules sont plus postérieures. Ces graisses sont disposées en petits grains largement espacés dans la masse cytoplasmique. Les cellules trachéales périgénitales contiennent moins de graisse que les cellules adipeuses et sous forme de gouttelettes plus volumineuses que celles des cellules trachéales du corps rouge. Dans les cellules trachéales latérales, il y a une grande quantité de graisse disposée en fines gouttelettes très denses dans la masse cytoplasmique.

Un caractère spécial et particulier à ces cellules, c'est l'accumulation des sels de fer dans leur cytoplasme, ces sels se décèlent très facilement à la brésiline. Le fer apparaît sur des coupes traitées avec cette substance sous forme de nombreux petits grains de couleur brun foncé qui se dispersent presque uniformément dans le cytoplasme. La quan-

tité de ces inclusions est plus grande chez les larves âgées. Ces inclusions ferriques n'existent pas dans les autres éléments adipeux ou trachéaux. Le noyau de ces cellules paraît avoir encore quelques particularités. Il est toujours plus volumineux que le noyau des éléments précédents. Les cordons périphériques de chromatine paraissent composés de figures moins anguleuses. Ces figures plus arrondies s'empilent le long de ces cordons chromatiques. Il y a dans ce noyau un nombre variable de petites masses nucléolaires. Cette structure se rapproche beaucoup de celle du noyau des cellules de certaines glandes, notamment des glandes salivaires.

Les cellules trachéales sont-elles des œnocytes ? — Nous avons dit plus haut que PRENANT considérait ces cellules trachéales sous-cutanées comme de vraies œnocytes. En effet, par leur situation et disposition métamérique, elles correspondent aux œnocytes des larves de certains autres insectes. D'après PANTEL, chez la larve de Thrixion, les œnocytes sont toujours localisées dans les segments abdominaux. Pour les larves d'Æstres, ces cellules trachéales sous-cutanées semblent correspondre réellement aux œnocytes ; chez la larve de Gastrophiles, elles ne se trouvent pas exclusivement dans les segments abdominaux. Elles existent dans tous les segments à partir du 3^e et jusqu'au 11^e ; elles manquent donc dans les deux derniers segments et se trouvent dans des segments antérieurs qui correspondent à une région thoracique. Au point de vue de l'origine pour les Gastrophiles, il nous est difficile de donner une conclusion nette. Les embryologistes estiment que les œnocytes dérivent de l'ectoderme. Sur des coupes de larves au moment de l'éclosion, nous avons vu des figures montrant une prolifération de l'hypoderme dans les régions correspondant à ces éléments (fig. 12 et 13, Pl. I), mais les cellules semblent être différenciées comme organe spécial de l'état embryonnaire. A l'éclosion de la larve, l'aspect de ces cellules est tout à fait différent de celui des cellules du corps adipeux. Au cours de la croissance, le nombre de ces cellules n'augmente guère jusqu'à la fin du stade larvaire. Leur protoplasme, sans aucune trachée intracellulaire au début du 1^{er} stade, présente plus tard un réseau

trachéen très riche. Elles subissent donc une évolution semblable à celle des éléments de l'organe rouge. Une particularité de ces cellules est leur abondante quantité de graisse, qui les rapproche des cellules adipeuses et les différencie des cellules de l'organe rouge. D'autre part, la présence, dans leur cytoplasme, de substances dérivées du fer les éloigne complètement des autres éléments et leur donne alors un caractère fonctionnel tout spécial : une fonction d'excrétion. Cette fonction est admise par certains auteurs comme particulière aux œnocytes.

*Résumé des observations sur les cellules de l'organe rouge
et les autres cellules trachéales.*

De cette étude sur l'organe rouge et les différentes cellules trachéales chez les Gastrophiles, quelques points principaux ressortent et méritent d'être relevés :

I. Les cellules qui constituent le tissu adipeux, les cellules trachéales du corps rouge et les cellules trachéales périgénitales ont une origine commune : tous ces éléments sont primitivement des cellules adipeuses qui se différencient en organes spéciaux à différentes étapes de la vie larvaire.

II. Les cellules trachéales de l'organe rouge sont constituées par des cellules adipeuses de la partie postérieure du corps. Ces cellules subissent un processus de trachéisation passive provoqué par les nombreuses ramifications d'un système trachéal propre à cet organe rouge, système qui se développe à part, en même temps que les cellules trachéales. Le développement de cet organe a lieu pendant le premier stade larvaire ; les autres cellules grasses comprises dans la partie antérieure du corps évoluent vers un tissu adipeux proprement dit.

III. Les cellules trachéales périgénitales sont également des cellules grasses qui subissent le même processus que les éléments précédents. Le développement de cet organe commence au 3^e stade larvaire, en même temps que le développement des gonades.

IV. Les cellules trachéales latérales ou œnocytes proviennent d'éléments dont l'origine est probablement hypo-

dermique; le processus de trachéisation commence au premier stade et s'accomplit au 2^e stade. Ces cellules trachéales présentent une structure spéciale, qui se rapproche de celle des œnocytes, chez les larves des autres insectes.

V. Les cellules grasses primitives et les cellules œnocytiqes sont différenciées dès l'état embryonnaire, pendant l'histogénie embryonnaire. Il n'y a pas de multiplication de ces éléments pendant la vie larvaire, mais il y a une différenciation morphologique spéciale et correspondant à différentes fonctions que doivent accomplir ces éléments.

VI. L'association du réseau trachéen avec les cellules grasses ou les cellules œnocytiqes, processus limité strictement aux larves du groupe des Gastrides, doit être considérée comme subordonnée à certains facteurs. Ainsi, un régime obligatoirement hémotophage, l'adaptation à une vie parasitaire dans un milieu dépourvu le plus souvent d'atmosphère oxygénée, déterminent ce processus morphologique particulier (1).

DÉVELOPPEMENT DES GONADES PENDANT LA VIE LARVAIRE.

Aucune étude spéciale de ces organes n'ayant été faite, les quelques détails que nous donnons ici sont les résultats de l'observation de nombreuses coupes histologiques faites pour l'étude des sujets précédents.

(1) Au cours de la rédaction de ce mémoire, nous prenons connaissance d'une note de V. RADU (*C. R. Soc. de biol.*, t. CVIII, p. 710-711, 1931), sur quelques détails de structure des cellules trachéales. En dehors de certaines observations sur la structure de ces éléments, ce qui est important dans cette note, c'est que l'auteur reprend sans aucune base positive l'ancienne opinion, en soutenant qu'il y a, au cours du développement larvaire, une prolifération des cellules trachéales à l'origine des cellules adipeuses et des œnocytes (cellules trachéales latérales) et voit également une transformation des vieilles cellules trachéales en cellules adipeuses.

Pour nous, pendant la vie larvaire, il n'y a pas de prolifération ou d'augmentation du nombre de ces éléments et, d'autre part, à aucun moment de cette phase évolutive les cellules trachéales ne se transforment en cellules adipeuses.

D'ailleurs PEREZ (1903 et 1910) a depuis longtemps établi dans ces recherches sur les Muscides qu'il n'y a jamais de multiplication des éléments adipeux et œnocytiqes au cours du développement larvaire. Chez la larve de *Gastrophile*, comme chez tous les insectes, les éléments du tissu gras, cellules trachéales ou cellules œnocytiqes, sont différenciés en un nombre établi depuis l'état embryonnaire, et leur nombre reste invariable jusqu'à la nymphose.

L'ébauche génitale est visible sur les coupes des larves au début du 2^e stade, quand ces larves n'ont une longueur que de 5 à 6 millimètres (fig. 25, Pl. III). A ce moment-là, ces ébauches sont représentées par deux petits amas cellulaires plongés dans la masse du tissu adipeux et situé vers la partie dorsale du 10^e segment. De forme un peu allongée, chaque ébauche n'est alors pas plus grande qu'une cellule adipeuse ; l'amas de petites cellules qui la compose est entouré d'une membrane d'apparence amorphe. En dehors de ces éléments, nous n'en avons pas remarqué d'autres accompagnant cette ébauche génitale. GEIGY (1931) a observé que l'ébauche génitale chez la *Drosophile* est accompagnée de quelques cellules qui conservent assez longtemps un état embryonnaire. Pendant toute la durée du 2^e stade, cette ébauche n'évolue pas. Ce n'est qu'au 3^e stade que cet amas de cellules s'allonge vers la partie postérieure. Ces prolongements cordiformes convergent postérieurement et paraissent rester indépendants presque jusqu'à la fin du stade larvaire. L'organe reste toujours très réduit comme développement pendant toute la durée de la vie larvaire. Sur des larves à la fin du 3^e stade, la partie antérieure globuleuse de cette gonade primitive ne dépasse pas en volume la plus petite des cellules grasses (fig. 23, Pl. III). Les éléments cellulaires internes des gonades sont nettement différenciés en deux sortes d'éléments : une masse antérieure de cellules de forme rhomboïdale, disposées irrégulièrement, et une masse postérieure composée de cellules plus aplaties et disposées en rangées presque semi-circulaires. On a ici l'image d'une zone de prolifération à laquelle font suite les éléments qui en proviennent. Pendant le troisième stade larvaire se produit un phénomène qui caractérise le développement de ces ébauches génitales : c'est l'apparition, au pôle antérieur de chaque gonade, d'une série de cellules trachéales que nous avons désignées comme cellules trachéales périgénitales. L'étude de ces cellules trachéales a été faite dans un des chapitres précédents.

Le développement de ces éléments coïncide avec le début du développement des gonades, et il est à supposer qu'ils ont un rôle spécial dans les échanges respiratoires ou nutritifs

des éléments qui constituent les gonades. Il est à remarquer qu'en général le développement des gonades est très lent et qu'il n'y a aucune différenciation vers un sexe ou l'autre pendant toute la phase larvaire. Sur des coupes de larves au début de la nymphose, nous n'avons pas vu les éléments de ces ébauches évoluer vers des éléments sexuels. Tout le développement et l'élaboration des produits sexuels s'accomplissent pendant la nymphose. Nous pouvons ajouter que le développement des deux glandes génitales est complet à l'éclosion pour les deux sexes. L'accouplement fait, les femelles pondent tout de suite après.

Notre sujet étant limité, nous espérons reprendre dans une prochaine publication l'étude du développement des gonades pendant la nymphose.

APPENDICE A LA PREMIÈRE PARTIE. — ANOMALIES OU MONSTRUOSITÉS.

Chez les Gastrophiles, il n'y a qu'un seul cas d'anomalie cité par BEDFORD (1918). Il s'agit d'un individu adulte présentant un développement extraordinaire du 3^e article des antennes. Chez les Diptères cycloraphes, KEILIN (1917) cite également chez *Phaonia cincta* quelques cas d'anomalie : des ailes raccourcies ou des pattes avec un tarse réduit. D'après la longue liste bibliographique de la publication du CAPPE DE BAILLON (1927) sur la tératologie des insectes, il paraîtrait que les cas d'anomalies ou de monstruosité sont plus fréquents chez les insectes qu'on ne le suppose. Les formes curieuses que peuvent présenter les appendices ou certains organes sont habituellement désignées sous les noms d'anomalies ou monstruosité. Ces deux mots étant toujours considérés comme synonymes, nous prendrons de préférence le terme d'anomalie pour désigner nos cas de conformation particulière.

Adulte : Pattes anormales.

Une femelle, *G. intestinalis* (qui provient des élevages de larves) (fig. 66, Pl. VII), présente la particularité d'avoir toute les pattes très raccourcies et quelques-unes réduites à de petits moignons. En général, pour toutes les pattes, la partie après le fémur se trouve réduite à une courte masse chitineuse bosselée dont les articles qui la composent ne peuvent être définis ; à l'extrémité de cette masse se trouvent les deux pulvines inégalement développés ; un seul présente un complet développement, l'autre est atrophié ; le fémur même n'est pas normalement

développé : pour toutes les pattes, il se présente plus ou moins raccourci ; celui de la patte postérieure droite est presque atrophié. L'insecte était éclos d'un puparium qui ne présentait aucune trace d'anomalie. Le corps et tous les autres appendices : ailes, antennes, oviscapt étaient normaux : l'insecte, en général vif, éprouvait seulement de la difficulté

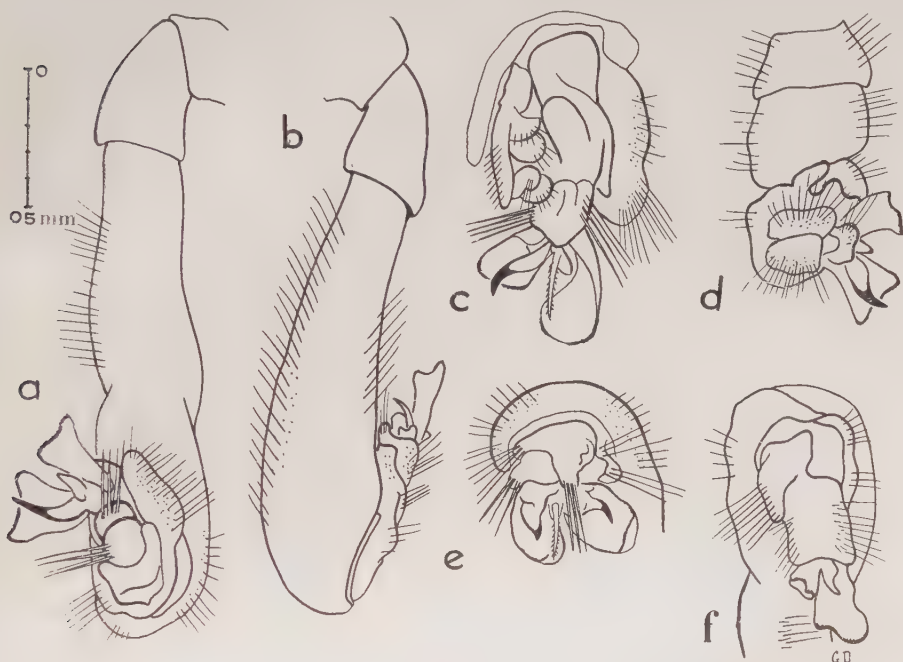


Fig. 36. — Pattes anormales d'un adulte de *G. intestinalis* (Pl. VI, fig. 59). — *a*, Patte moyenne gauche ; *b*, patte moyenne droite ; *c*, patte postérieure gauche ; *d*, patte postérieure droite ; *e*, patte antérieure droite ; *f*, patte antérieure gauche.

à marcher. Le fait que le puparium était normalement développé, cette atrophie des pattes ne semble pas provenir de certains obstacles opposés au développement normal.

Tubes de Malpighi et ampoule rectale anormaux.

C'est à la dissection d'un adulte que nous avons remarqué ces faits (fig. 42, Pl. V). Chez cet individu, tout l'intestin postérieur était transformé en ampoule rectale. Sur la paroi de cette ampoule, les glandes rectales étaient en désordre. L'intestin ne présentait pas de valvule postérieure pour l'insertion des tubes de Malpighi. La disposition de ces tubes était très curieuse. Deux tubes ventraux débouchaient séparément sur la partie ventrale et vers le tiers antérieur de l'ampoule. Deux autres tubes de Malpighi se réunissaient en un tube commun qui débouchait sur la par-

tie dorsale de l'ampoule; il y avait ici un tube supplémentaire; un canal d'une certaine longueur sortait du milieu du tronc commun des deux tubes précédents pour arriver, lui aussi, dans la partie ventrale et latérale de l'ampoule rectale. L'individu présentant cette anomalie était un sujet mâle bien développé et ne présentant aucune autre malformation.

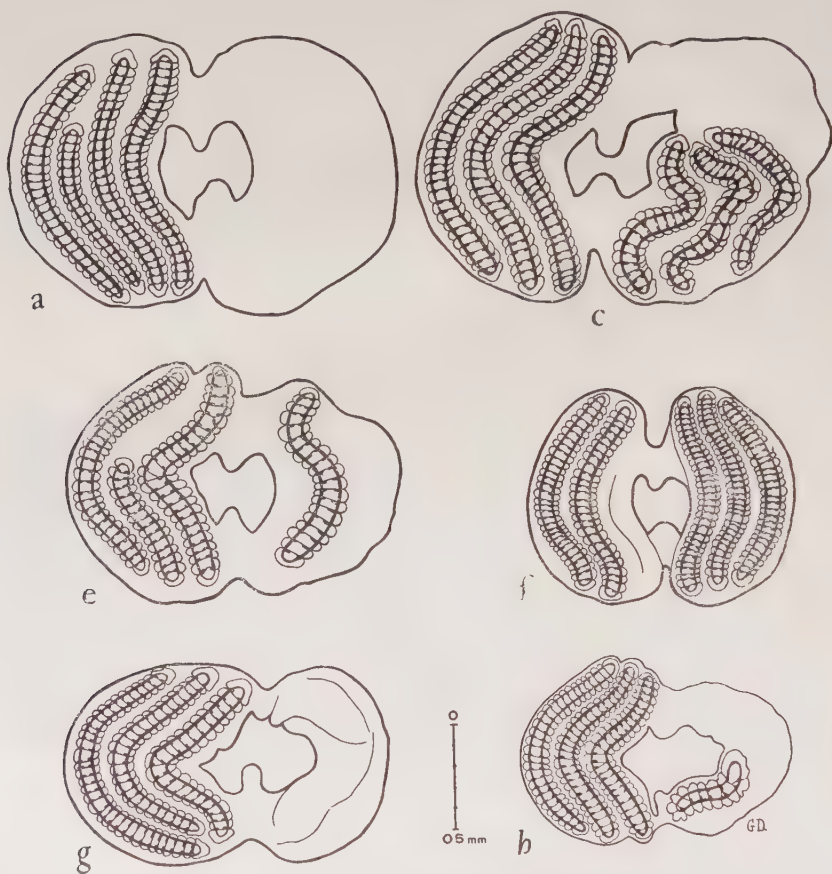


Fig. 37. — Stigmates anormaux de différentes larves au 3^e stade. —
a, c, g, *G. intestinalis*; h, *G. inermis*; e, *G. nasalis*; f, *G. meridionalis*.

Chez la larve: stigmates anormaux.

Normalement les larves au 2^e stade présentent sur la plaque stigmatique trois paires de fentes recourbées. D'après les figures du texte (fig. 37, a-h), on voit qu'il y a des cas où le nombre et la disposition de ces fentes peuvent varier. Sur quelques individus, les fentes manquent complètement sur une moitié de la plaque stigmatique (fig. 37, a). Sur un autre individu, les fentes manquent sur une moitié, tandis qu'elles sont

en surplus sur l'autre moitié. Entre ces deux cas, il y a une série d'anomalies intermédiaires. Ces anomalies sont très fréquentes. Tous les cas *a*, *c*, *e* et *g* ont été trouvés dans un lot de 240 larves de même espèce *G. intestinalis*.

Développement anormal du corps. — Cette anomalie se manifeste par une réduction de volume dans certains segments du corps. Les larves paraissent avoir subi un étranglement. Chez certaines larves, l'étranglement peut être très prononcé et arriver d'un côté presque à la moitié du corps (fig. 67 et 68, Pl. VII).

Les anomalies des stigmates ou du développement des segments du corps, se manifestant toujours sur des individus vivant dans un milieu normal, semblent dues à certaines compressions extérieures au cours de leur développement.

Les larves vivent fixées sur la paroi de l'intestin, dans laquelle elles plongent parfois ; la compression peut être alors exercée soit par les larves elles-mêmes qui se serrent fortement l'une contre l'autre, soit par les tissus de l'organe parasité, qui prolifèrent à mesure qu'ils sont usés par les parasites.

DEUXIÈME PARTIE

PHYSIOLOGIE

Les Gastrophiles passant la plus longue partie de leur vie à l'état larvaire, il n'y aurait pas eu un grand intérêt à étudier la physiologie de l'adulte. D'autre part, chez l'adulte, la vie étant trop courte et le fonctionnement des organes très limité, l'étude physiologique se serait montrée particulièrement difficile. Même chez les larves, la stricte adaptation à une vie parasitaire spécifique contribue, pour une grande partie, à empêcher les études expérimentales. La difficulté de se procurer le matériel convenable et d'élever expérimentalement ces larves a toujours empêché la réalisation d'une ample étude physiologique. Pour nous-mêmes, ces difficultés nous ont obligé à limiter l'étude à quelques groupes de fonctions principales. Nous avons étudié particulièrement la digestion, la respiration, et nous avons essayé de fixer certains points principaux du métabolisme. Dans les recherches, nous avons adopté les méthodes de physiologie expérimentale, et nous nous sommes moins préoccupés des méthodes histo-physiologiques. J'ajoute que les recherches de physiologie ont été entièrement faites au laboratoire d'évolution, dont l'outillage parfait a toujours été mis à la disposition de toutes recherches biologiques.

DIGESTION

Nous trouvons dans la thèse de Guyot (1901) quelques références sur la nutrition des larves de Gastrophiles. Ainsi BRACY-CLARK (1845) désignait les larves de l'estomac sous le nom de Gastricoles chylovores, croyant qu'elles se nourrissaient du produit de la digestion stomacale. GUYOT lui-même sup-

pose que les larves se nourrissent de produits inflammatoires de la muqueuse gastrique et en particulier de la partie liquide des inflammations. Mais l'observation la plus exacte, c'est celle de WEINBERG (1907), qui trouve, à la dissection, du sang dans l'intestin de ces larves et établit, d'après ce fait, leur véritable régime. En effet, d'après les caractères morphologiques, l'appareil digestif de la larve présente une adaptation spéciale au régime hématophage. Après l'éclosion, la larve erre quelque temps sans prendre de nourriture jusqu'à ce qu'elle soit arrivée dans les tissus de la muqueuse buccale de l'hôte. Les larves, quelque temps après l'éclosion, présentent un corps transparent et presque incolore. Le moment où les larves commencent à se nourrir de sang est marqué par une coloration rougeâtre des organes internes. Les larves écloses expérimentalement et placées dans la bouche d'un cobaye errent un moment à la surface de la muqueuse buccale et ensuite cherchent à s'enfoncer dans les tissus. Elles creusent ici des galeries en forme de tunnel et, dans leur chemin vers le fond de la bouche, elles s'arrêtent de temps en temps pour puiser le sang. Une de ces jeunes larves de sept jours, écrasée entre lame et lamelle et observée au microspectroscope, montre le spectre de l'hémoglobine. Les pièces buccales sont pourvues, au 1^{er} stade, de deux lames labiales avec lesquelles sont coupés les tissus; deux autres mâchoires et un stylet médial servent à perforer les capillaires sanguins. Aux 2^e et 3^e stades, à la place des deux lames labiales, il y a deux forts crochets qui servent à la fixation de la larve à la paroi intestinale. La perforation des tissus est exécutée par une paire de fortes mâchoires. Pour la succion ou plutôt pour l'absorption du sang, il y a une différenciation spéciale dans la structure du pharynx; deux faisceaux musculaires relèvent et abaissent la paroi correspondante du pharynx. Par ce mouvement, les larves absorbent le sang de l'extérieur et le refoulent vers l'œsophage. Deux glandes salivaires sécrètent, comme on le verra plus tard, un liquide anti-coagulant.

Action de la sécrétion des glandes salivaires.

La seule étude se rapportant en partie à cette question est celle de WEINBERG (1908). L'auteur, en faisant des extraits du corps des larves de l'Œstre, a remarqué une action anti-coagulante et hémolytique de ces extraits. Certainement, cette action était due aux glandes salivaires et à l'intestin broyés en même temps que les autres organes. Pour d'autres insectes hématophages, LÉON (1904) voit pour la sécrétion des glandes salivaires chez l'Anophèle une action anti-coagulante. CORNWAL et PATTON (1914) donnent encore des détails sur l'action anticoagulante des glandes salivaires et d'autres organes des différents Diptères. LLOYD (1928) étudie l'action anti-coagulante de la sécrétion salivaire chez les Glossines. Un travail très précis et qui nous a guidé dans nos expériences, c'est celui d'EISIG (1906) sur l'*Ichthyotomus sanguinarius*, Polychet, parasite des Anguilles. Nous devons à M. le professeur CAULLERY l'indication de cette publication et de précieuses suggestions en ce qui concerne la suite des expériences.

OBSERVATIONS.

PREMIÈRE EXPÉRIENCE. — Dans une série de petites cuves de verre (salière), nous avons placé : dans la 1^{re} cuve, cinq paires de glandes salivaires légèrement broyées avec trois gouttes de solution saline à 7 p. 1000 ; 2^e cuve : cinq intestins également broyés dans trois gouttes de solution saline. Les organes ont été enlevés par dissection des larves âgées ; dans ces deux cuves, nous avons ajouté à chacune trois gouttes de sang de cobaye. Dans deux autres cuves, nous avons mis, d'une part, trois gouttes de sang avec trois gouttes de solution saline à 7 p. 1000 et, d'autre part, trois gouttes de sang seulement. Les cuves couvertes avec des plaques de verre vaselinées (pour empêcher l'évaporation) ont été laissées à la température du laboratoire et examinées à différents intervalles.

Après vingt minutes. — 1^{re} cuve : le sang n'est pas coagulé ; il présente la couleur normale du sang ; 2^e cuve : le sang, également non coagulé, est de couleur normale ; 3^e et 4^e cuves : le sang est coagulé.

Après deux heures. — Dans la 2^e cuve : le sang, légèrement coagulé, présente une légère couleur brune. Dans les 1^{re}, 3^e et 4^e cuves : même aspect que dans l'observation précédente.

Après vingt-quatre heures. — 1^{re} cuve : le sang, toujours non coagulé, est fluide et de couleur normale ; 2^e cuve : le sang présente un léger caillot baignant dans un liquide séreux ayant une couleur brune ; dans les 3^e et 4^e cuves, il y a un fort caillot durci dans une pâte épaisse.

Cette expérience a été répétée avec du sang de souris ; les mêmes réactions ont été obtenues.

DEUXIÈME EXPÉRIENCE. — Nous avons préparé cette expérience de la même façon que la précédente, avec cette différence que, pour les 1^{re} et 2^e cuves, nous avons mis une seule paire de glandes salivaires et un seul intestin.

Après vingt minutes. — 1^{re} cuve : sang non coagulé couleur normale ; 2^e cuve : sang légèrement coagulé, couleur normale ; 3^e et 4^e cuves : sang complètement coagulé et de couleur normale.

Après trois heures. — 1^{re} cuve : sang très fluide, couleur normale ; 2^e cuve : sang légèrement fluide, couleur rouge foncé ; 3^e et 4^e cuves : même aspect que précédemment.

Après vingt-quatre heures. — 1^{re} cuve : sang très fluide couleur rouge clair ; 2^e cuve : sang avec un caillot central et un dépôt rouge foncé ; 3^e et 4^e cuves : le caillot durci fortement.

Dans les deux expériences, à l'examen microscopique, nous observons que, dans la cuve n^o 1, des globules rouges hématiques sont intacts dans le liquide, il n'y a pas de travées de fibrine. Dans la cuve n^o 2, il y a de nombreuses travées de cordons de fibrine qui flottent dans le liquide séreux, et la plus grande partie des globules rouges sont ramassés dans un sédiment. Les hématies ne sont pas altérées. Quelques-unes seulement, qui flottent dans le liquide séreux, présentent des altérations.

En comparant le sang à l'action d'extrait de glandes salivaires des Œstres avec du sang de Cobaye ingéré par une Sangsue (le sang extrait de l'estomac d'une Sangsue, pendant son repas), nous voyons le même aspect du sang. Le sang fluide non coagulé ne présente aucune altération des hématies. Dans les deux cas, chez l'Œstre et la Sangsue, les glandes salivaires et les glandes céphaliques sécrètent seulement un ferment anticoagulant.

TROISIÈME EXPÉRIENCE. — Dans une série de cinq cuves nous mettons : dans la 1^{re}, trois paires de glandes salivaires ; dans la 2^e, trois intestins ; dans la 3^e, le corps gras de trois larves ; dans la 4^e, l'organe rouge également de trois larves. Dans toutes ces quatre cuves, nous ajoutons : trois gouttes de solution physiologique active et nous broyons

légèrement les organes, ensuite nous ajoutons trois gouttes de sang de Lapin; dans la 4^e cuve, nous mettons simplement trois gouttes de solution physiologique et trois gouttes de sang. Les observations étant faites dans les mêmes conditions que celles des expériences précédentes et à des intervalles différents, nous observons que le broyage des glandes salivaires empêche la coagulation du sang du Lapin, et le broyage de l'intestin a un pouvoir anticoagulant réduit.

QUATRIÈME EXPÉRIENCE. — Dans une 1^{re} cuve, nous mettons : trois glandes salivaires broyées, plus trois gouttes de solution physiologique; 2^e cuve : trois glandes salivaires broyées, plus trois gouttes de solution physiologique, le tout chauffé jusqu'à l'ébullition; 3^e cuve : trois intestins, plus trois gouttes de solution physiologique artificielle; 4^e cuve : trois gouttes de solution physiologique artificielle, le tout chauffé jusqu'à l'ébullition; 5^e cuve : trois gouttes de solution artificielle. Dans toutes ces cinq cuves, nous mettons trois gouttes de sang du lapin. Les observations faites à des intervalles différents nous montrent le sang coagulé dans les cuves 2 et 4, où le broyage a été chauffé à l'ébullition. Le pouvoir anticoagulant est supprimé à la température élevée.

CINQUIÈME EXPÉRIENCE. — L'extrait purifié, les glandes et les intestins de 150 larves ont été broyés séparément et additionnés de 5 centimètres cubes d'eau distillée. Les solutions filtrées sont traitées par 20 centimètres cubes de solution alcool absolu; le précipité est recueilli sur le filtre. Après dessiccation, ce précipité est repris par 5 centimètres cubes d'eau distillée légèrement chaude. Nous avons donc un extrait de glandes salivaires et un extrait de l'intestin. Avec ces deux extraits, nous avons fait une expérience semblable à la première expérience. Le pouvoir anticoagulant de l'extrait des glandes salivaires et de l'intestin est toujours évident, mais ces extraits, chauffés à l'ébullition, perdent leur propriété anticoagulante.

SIXIÈME EXPÉRIENCE. — L'extrait total du corps des larves. Un lot de 250 larves ont été broyées avec 100 centimètres cubes d'eau distillée neutre. Après une macération de vingt-quatre heures, la solution aqueuse a été séparée par centrifugeuse et traitée ensuite par trois quarts de son volume avec alcool absolu. Le précipité recueilli sur le filtre après dessiccation a été repris par 20 centimètres cubes d'eau distillée. Cette solution présente un pouvoir anticoagulant moins intense. Le sang, mis en présence de cet extrait, reste quelque temps non coagulé, mais il coagule quelques heures après. Donc cet extrait retarde seulement la coagulation.

De toutes ces expériences, il résulte que le produit de sécrétion des glandes salivaires présente une forte action coagulante. Cette action semble spécifique aux glandes salivaires. L'extrait des intestins présente lui aussi un pou-

voir anticoagulant, mais très réduit, et il est probable que, dans nos expériences, cette action était due au suc de glandes salivaires qui se trouvaient introduites en même temps que le sang ingéré. Le liquide salivaire ne présente pas de ferments hémolytiques. L'extrait de l'intestin présente une faible action hémolytique, due probablement aux ferments digestifs. L'extrait d'autres organes du corps de la larve, tissu adipeux et organe rouge, ne présente aucune action vis-à-vis du sang des hôtes parasités.

Physiologie de l'intestin.

Le sang absorbé, maintenu fluide et non coagulable par le suc des glandes salivaires, est refoulé par le pharynx et l'œsophage dans l'intestin moyen, où se produira la digestion du sang. Le proventricule n'a que le rôle d'empêcher le sang de revenir dans l'œsophage.

Observations sur des larves vivantes. — Il est à remarquer que la digestion du sang doit se faire très lentement. Les larves de Gastrophiles ne se gorgent pas de sang comme les autres insectes hématophages : Stomoxes, Glossines, etc. On ne voit jamais une grande quantité de sang dans l'intestin des larves de Gastrophiles. Sur 150 larves disséquées, 2 seulement présentaient du sang fraîchement ingéré; 5 autres présentaient un liquide sanguin dans un état avancé de digestion. Sur 300 autres larves disséquées, 2 seulement présentaient du sang frais et 8 autres avaient dans leur intestin du sang déjà digéré de couleur brunâtre; dans l'intestin de toutes les autres larves du premier et du deuxième lot, il n'y avait qu'un liquide quelquefois incolore, quelquefois légèrement opalescent. Le sang séjourne toujours dans la partie antérieure et moyenne de l'intestin. L'autre partie de l'intestin et l'intestin postérieur sont remplis d'une substance blanche, quelquefois avec des stries verdâtres. On voit donc, d'après ces observations, que ces larves, malgré leur permanence à la paroi intestinale, n'aspirent du sang qu'à intervalles très éloignés et qu'une fois le sang ingéré elles ne font une autre prise qu'après la digestion complète de celui-ci.

Des larves mises dans l'eau distillée, colorée soit avec du bleu de méthylène, soit avec du violet de gentiane, nous font voir que le liquide colorant ne passe dans l'intestin des larves qu'à différents intervalles. Dans un lot de 26 larves, après 16 jours, il y avait du liquide colorant dans 7 larves seulement.

D'autre part, ces larves peuvent vivre longtemps sans prendre de nourriture. Ainsi GUYOT nous dit qu'il a vu des larves vivre pendant 54 jours, ces larves ayant séjourné tout le temps dans l'eau. L'expérience reprise plusieurs fois, nous n'avons pas vu de larves survivre au-dessus de 34 jours. Mais nous avons pu infester un Chien avec des larves au 3^e stade qui avaient séjourné pendant 18 jours dans l'eau distillée. Un lot de 30 larves qui n'avaient pas pris de nourriture pendant ces 18 jours a été introduit dans l'estomac d'un Chien à l'aide d'une sonde œsophagienne ; une partie de ces larves a été vomie, une autre a été éliminée, mais, à l'autopsie du Chien, après 15 jours, nous avons trouvé 8 larves vivantes qui étaient fixées à la paroi gastrique. Ces 8 larves ont survécu encore quelque temps après ; 2 entre autres ont vécu encore 29 jours. Ces larves ont donc vécu 62 jours hors de l'estomac du Cheval, mais après un passage de 15 jours dans l'estomac du Chien.

Digestion du sang.

A l'intérieur de l'intestin, le sang récemment ingéré est de couleur normale et non coagulé ; le sang ingéré depuis quelque temps est légèrement coagulé et de couleur brunâtre.

EXPÉRIENCE. — Pour déceler les premiers phénomènes de la digestion, en quelque sorte l'action des sécrétions de l'épithélium intestinal, nous avons entrepris l'expérience suivante :

L'intestin de 150 larves a été trituré avec 5 centimètres cubes d'eau distillée acidulée à 2 p. 1000 (acide chlorhydrique) ; après une demi-heure le tout a été filtré. Nous avons obtenu ainsi un extrait des éléments cellulaires de l'intestin. Dans deux petites cuves, nous avons mis : 1^{re} cuve, du sang de cobaye rendu non coagulable avec 3 gouttes d'extrait de un centimètre cube des glandes salivaires, avec un centimètre cube de l'extrait intestinal ; 2^e cuve : un centimètre cube de sang rendu non coagulable avec un centimètre cube de solution physio-

logique active; 3^e cuve : un centimètre cube de sang non traité par l'extrait des glandes salivaires et un centimètre cube de solution physiologique. Dans chaque cuve, nous avons ajouté quelques gouttes de solution de fluorure de sodium à 1 p. 100 (pour empêcher la pullulation des bactéries). Les deux cuves bien couvertes ont été mises à la température 38°. Les observations ont été faites à trois intervalles.

Dix heures après. — Dans la cuve n° 1, le sang non coagulé présente une couleur rouge brun; au fond de la cuve, un dépôt rouge des hématies. Au microscope un nombre très réduit apparaît avec un contour irrégulier, cuve n° 2 : le sang non coagulé est de couleur normale; toutes les hématies sont intactes; cuve n° 3 : le sang est entièrement coagulé et de couleur normale.

Après vingt-quatre heures. — Cuve n° 1 : le sang est toujours non coagulé, de couleur rouge brunâtre; il n'y a que de très rares hématies avec des contours irréguliers. Dans les 2^e et 3^e cuves, le sang présente les mêmes caractères que dans l'observation précédente.

Après trente heures. — Dans la 1^{re} cuve : la masse prend une couleur plus foncée et, au microscope, on ne trouve pas de globules rouges. Tous ont été dissous par l'action de l'extrait intestinal. Dans les deux autres cuves, le sang n'a pas changé d'aspect.

Donc, le sang est soumis dans l'intestin à l'action d'un ferment dissolvant les globules rouges. Dans notre expérience, la quantité d'extrait étant forte, l'hémolyse s'est produite en masse. Cette action doit être plus lente à l'intérieur de l'intestin de la larve.

L'action anticoagulante ne persiste pas longtemps à l'intérieur de l'intestin. Nous avons vu que le sang, là où il est aspiré depuis longtemps, présente dans l'intestin un léger caillot.

Histophysiologie.

Sur des coupes de larves qui ont ingéré du sang depuis quelque temps, on voit que, dans leur intestin, la masse sanguine est enveloppée d'une bande qui se détache de l'épithélium intestinal. Cette bande doit correspondre à la substance sécrétée par l'épithélium et qui provoque la dissolution des hématies. Cette dissolution se fait à la surface de la masse sanguine et avance de la périphérie vers le centre. On voit encore, au centre, des hématies intactes et ensuite, dans la zone périphérique, de nombreux petits cristaux d'hé-

matine. Ces cristaux proviennent de la solution de l'hémoglobine, dont la cristallisation doit être mise sur le compte des réactifs fixateurs. Dans l'expérience que nous avons faite avec l'extrait de l'intestin, il n'y avait pas de cristaux dans la solution d'hémoglobine. Après la fixation à l'acide osmique, on voit dans le cytoplasme des cellules de l'intestin moyen des inclusions de graisses. Ensuite, sur des coupes traitées avec de la brésiline, on voit une énorme quantité de granules de fer disposés surtout dans la zone de cytoplasme à la base des cellules. Ces inclusions de fer sont d'autant plus nombreuses que les larves sont plus âgées; sur des coupes de nymphe de douze jours, où il y a déjà la formation de l'intestin de l'adulte, on voit que les cellules de l'ancien intestin larvaire portent toujours la masse de ces inclusions de fer. On remarque microscopiquement que la paroi de l'intestin moyen, dans ses deux tiers antérieurs, présente des taches noirâtres, taches qui sont par endroits très rapprochées. Quelquefois la paroi est incrustée d'un corps dur, cassant et de couleur noire. Cette plaque, fragmentée en plusieurs parties, contourne la paroi intestinale. D'après les observations que nous exposons ici, la substance qui produit ces plaques est un composé de fer. Ce corps, résultant de la décomposition de l'hémoglobine, est difficile à mettre en évidence dans les cellules épithéliales du *Culex* (BOISEZON, 1930); chez la larve de l'Œstre, il est, comme nous l'avons vue, extrêmement facile à déceler. Il est déposé en grande quantité dans les vacuoles cytoplasmiques de la zone médiane et basale des cellules épithéliales de l'intestin (fig. 18, Pl. II).

Discussion. — De tous ces faits, on peut déduire que la digestion du sang doit se poursuivre comme chez les autres insectes hématophages. A la suite de l'hémolyse, il résulte d'une part des matières protéiques : les globulines, lécithines, cholestérine et diverses graisses et, d'autre part, la solution d'hématine et autres sels minéraux. Pour les matières protéiques, la digestion se poursuivra selon la digestion classique des albumines. L'hématine, avant de pénétrer dans les cellules intestinales, devient une hématine acide sous l'action des

liquides sécrétés par les cellules intestinales. Nous avons déjà vu que le sang en train d'être digéré prend une coloration brune, la coloration de l'hématine acide. L'hématine est absorbée par les cellules intestinales à l'état de solution. Dans la cellule intestinale, l'hématine subit des transformations qui amènent la réduction de cette substance en des éléments plus simples. Le groupe prostétique pigmentaire est décomposé en un corps voisin de l'hémochromogène et le fer. Une partie de ce fer est déposée dans les cellules intestinales; de la digestion intestinale, il résulte des graisses. Ces graisses proviennent, d'après BOISSEZON (1930) et CHAMPY (1911), de la digestion intracellulaire : d'une part, des substances protéiques des hématies et, d'autre part, de la décomposition de l'hémoglobine. Cette transformation de l'hémoglobine en graisse est soutenue spécialement par DIVANY (1919), qui a étudié ce phénomène dans les cellules épithéliales du chorion au niveau du placenta. Nous n'entrerons pas dans les détails de la discussion de cette question. Dans l'étude de BOISSEZON (1930) sur l'histophysiologie de la digestion chez *Culex*, il y a encore une longue liste de dates concernant ce problème.

RESPIRATION.

Les seules études sur la respiration chez les larves d'Æstres sont celles de KEMNITZ (1917), PORTIER (1909 et 1910) et de RÉMY (1925). Ces études n'envisagent que partiellement le phénomène de la respiration. KEMNITZ étudie les échanges nutritifs en relation avec la respiration, et il conclut à deux sortes de respiration : aérobie et anaérobie. PORTIER ajoute certains détails sur la morphologie de l'appareil respiratoire, et, par l'injection de différentes substances dans le système respiratoire, l'auteur établit le fonctionnement et le rôle de certaines parties de cet organe. Les replis cutanés postérieurs sont mis en action par le refoulement du sang et assurent une fermeture complète des stigmates. Le feutrage chitineux de la chambre préstigmatique empêche la pénétration dans les trachées des liquides digestifs riches en substances grasses.

Ces liquides présentant certaines conditions de densité comme la bile, peuvent injecter tout le système trachéal de la larve, ce qui amène l'auteur à établir un moyen de destruction de ces larves.

RÉMY s'est efforcé d'attribuer un certain rôle à l'organe rouge comme organe de respiration. Par la méthode des leuco-dérivés, il a cherché la région où s'effectue l'absorption de l'O². Le matériel ne se prêtant pas suffisamment à la pratique de ces injections, l'auteur n'a pu tirer que des conclusions très limitées. Mais son étude comprend, en outre, un ensemble de données des plus complètes sur la respiration des Insectes et autres Invertébrés.

OBSERVATIONS.

Les larves d'Æstres ont un système trachéal bien développé, qui s'ouvre à l'extérieur par un certain nombre de fentes respiratoires groupées sur une plaque à la partie postérieure du corps. L'absorption et l'élimination des produits de la respiration ont lieu par ces fentes stigmatiques; les échanges respiratoires se font à travers l'épithélium des trachées et des trachéoles. Or, si l'on étudie le milieu du développement de ces larves et surtout si on envisage ce développement chez toutes les espèces connues de Gastrophiles, le phénomène ne paraît pas identique chez toutes les formes larvaires. Certaines larves vivent la plupart du temps fixées à la face interne de la paroi stomacale des animaux parasités, d'autres vivent dans le duodénum et enfin un autre groupe vit dans le rectum. La cavité de ces organes est remplie par des aliments en train d'être digérés, par des liquides de digestion et de l'eau. Ce milieu ne doit pas être très riche en air atmosphérique. Les animaux herbivores, comme les Solipèdes, introduisent dans leur tube digestif, avec les aliments, une certaine quantité d'air. Si les larves utilisent l'oxygène de l'air atmosphérique, cette quantité est alors suffisante pour assurer leur respiration. Mais il y a des larves de Gastrophiles comme celles de *G. meridionalis* qui vivent pendant une partie de leur vie plongées dans des sortes de tumeurs, d'un tissu fibreux très épais. Ces larves sont complètement isolées de la cavité intestinale, où elles pourraient avoir l'air pour leur respiration. Quoique ces larves aient leur système trachéen presque normal, leurs fentes stigmatiques sont atrophiées; il est impossible qu'elles puissent puiser de l'oxygène d'une atmosphère extérieure. D'autre part, toutes les larves qui vivent dans les cavités gastriques et intestinales ont, au cours de leur développement, des phases où elles trouvent difficile-

ment l'air atmosphérique nécessaire à leur respiration. Ainsi, avant d'arriver dans la cavité intestinale à la fin du premier stade, elles se trouvent plongées dans des tunnels situés dans la muqueuse buccale des animaux parasites. Dans ces tunnels, l'air doit pénétrer difficilement.

On voit donc que, pendant la vie larvaire, à des phases de respiration aérienne succèdent des phases de respiration privée d'oxygène atmosphérique. Même à l'intérieur de l'estomac et de l'intestin, quand il y a une respiration aérienne, la quantité d'air est tellement réduite qu'on peut supposer également des phases de respiration privées d'air atmosphérique. Comment se passe alors la respiration pendant ces phases de privation d'air atmosphérique ? Les larves qui vivent dans la cavité gastrique doivent se contenter d'une quantité très réduite d'air, d'une part, et, d'autre part, pendant les périodes privées d'air atmosphérique, elles doivent présenter un ralentissement des échanges respiratoires. Pour les larves qui vivent dans les tumeurs, où il y a toujours une absence totale d'air atmosphérique ou seulement de l'air dissous dans certains liquides, il doit y avoir certainement une respiration anaérobienne.

Technique. — Au cours de notre étude, nous avons cherché, d'une part, à mettre en évidence les échanges gazeux de la respiration par l'emploi de l'oxygène de l'air atmosphérique, et, d'autre part, nous nous sommes proposé d'étudier quelques phénomènes indiquant une respiration intramoléculaire pendant certaines périodes de la vie larvaire.

Pour l'absorption de l'oxygène, nous avons employé le manomètre de HALDANE et BARCROFT avec les indications de MUNZER et NEUMANN (1918). Pour l'émission de CO_2 , nous avons adopté en plus la méthode de THORPE (1928), méthode qui consiste dans la recherche du pH colorimétrique d'un milieu dans lequel vivent les larves. Enfin, pour les méthodes de dosage chimique du glycogène et de l'acide lactique, nous avons suivi les indications déjà classiques des traités de chimie biologique. Des détails concernant la technique seront ajoutés au cours du développement de chaque sujet.

AÉROBIOSE. — *Absorption de l'oxygène.*

Pour apprécier l'absorption de l'oxygène chez les larves, nous avons employé le manomètre différentiel de HALDANE et BARCROFT. L'utilisation de ces manomètres est suffisamment connue; les mesures manométriques sont actuellement employées pour la respiration et le métabolisme cellulaire. Dans l'ouvrage de WARBURG (1928) (traduction française AUBEL et GENEVOIS), il y a tous les renseignements concernant la technique de ces mensurations manométriques. Pour la transformation des divisions manométriques en millimètres cubes, nous avons encore utilisé les indications de MUNZER et NEUMANN. C'est-à-dire que nous avons calculé la constante des manomètres utilisés d'après les indications de ces deux auteurs.

Une seule larve de *Gastrophile*, jeune ou âgée, mise dans une des ampoules du manomètre, produit rapidement une dénivellation de l'indicateur; si, dans l'ampoule où on met des larves, on ajoute quelques gouttes de solution de potasse, le gaz carbonique étant fixé par la potasse, on a la consommation d'une partie de l'oxygène de l'air enfermé dans l'ampoule, et cette consommation d'oxygène est lisible sur le manomètre. Voici le résultat de quelques expériences indiquant la consommation d'oxygène de quelques larves.

EXPÉRIENCE 1.

	Oxygène en division manom.	Durée l'expérience.	Température.
Une larve <i>G. intest.</i>	5,2	17'	39°
stade III/2, poids sec;	4,9	15'	39°
0gr,068.	4,9	15'	39°
	4,6	10'	39°

EXPÉRIENCE 2.

6 larves <i>G. intest.</i> , stades	7,7	60'	21° 5
III/3, 0gr,984.	2,2	30'	21°
	8,3	62'	21° 5
	2,9	30'	21° 5
	4,6	30'	21° 5

EXPÉRIENCE 3.

4 larves <i>G. intest.</i> , stade	2,4	30'	21° 5
III/3, 0gr,660.	3,4	15'	21°
	3,2	5'	20°
	3,8	15'	20°

Les chiffres de ce tableau n'ont qu'une valeur relative; ils sont donnés simplement à titre d'indication. Des proportions d'oxygène en rapport avec le poids sec, la température et le développement des larves seront données au cours de l'étude de l'intensité et du métabolisme respiratoire.

Émission de CO².

Des larves d'insectes aquatiques émettent le CO² dans l'eau. Ce gaz carbonique se dissout et change en somme le degré d'acidité de l'eau. Dans un certain volume, l'eau devient d'autant plus acide qu'il y a de CO² émis par les larves. Le degré d'acidité peut être apprécié par la méthode du pH colorimétrique. Sur ce principe, THORPE (1928) étudie l'émission du CO² chez quelques insectes atrachéates et apneustiques. C'est d'après les indications de cet auteur que nous avons essayé de mettre en évidence l'émission de CO² chez les larves de Gastrophiles. En dehors de ces indications, nous avons essayé encore d'apprécier quantitativement ce CO² par la mesuration manométrique comme dans le cas de l'absorption de l'oxygène.

EXPÉRIENCES. — Nous mettons les larves à observer dans des petits récipients de verre de 43 centimètres cubes, remplis d'eau distillée bouillie et montrant un pH d'environ 7. Les récipients sont bouchés avec la précaution de ne laisser aucune bulle d'air; ils sont mis à la température 38°, et nous cherchons le pH à différents intervalles. Le pH de l'eau varie jusqu'au moment où le CO² est en excès. A ce moment-là, CO² ne se dissout plus et se ramasse en boule sous le bouchon. De sorte que, pour avoir les indications plus ou moins exactes, nous avons cherché à mettre en accord le volume de l'eau du récipient et la durée de l'expérience avec l'intensité de respiration des larves. Le réactif colorant convenant le mieux à l'expérience est le chlorophénol indophénol 1 p. 200; on fait le contrôle avec les autres indicateurs de la série de CLARK notamment : phénol rouge, crésol rouge et bromocrésol pourpre. Les conclusions de nos expériences se résument dans ce tableau :

	Stade.	Poids viv.	pH	
1°	10 larves	II/1...0gr,267.....	6-6 ²	pH initial 6 ⁸ -7. Température 38°. Durée de l'expérience 12 h. Indicateurs : CPR et BCP.
2°	6 —	II/2...0gr,546.....	5 ⁴ -5 ⁷	
3°	3 —	III/1...0gr,556.....	5 ⁸ -5 ⁷	
4°	1	III/3...0gr,644.....	6 ² -6 ¹	

Nous avons pu encore apprécier l'émission de CO^2 à l'aide des manomètres par des expériences dans le même genre que celles sur l'absorption de l'oxygène. Si, dans l'ampoule du manomètre, où on met les larves à respirer, on n'ajoute pas de KOH, alors il y a toujours une dénivellation dans le sens de la consommation de l'oxygène, mais cette dénivellation est plus réduite à cause du CO^2 , qui, n'étant pas absorbé cette fois par la solution de potasse, équilibrera une partie de la dépression provoquée par l'absorption de l'oxygène. Par certains essais comparatifs, on peut arriver à apprécier l'émission de CO^2 . En voici des exemples :

EXPÉRIENCE 4.

	Mm ³ O ² .	Durée de la respiration.	Température.	
6 larves III/3, poids	10,08	30'	21° ₅	} Avec KOH.
sec : 0 ^{gr} ,660.	10,08	30'	21°	
	14,28	15'	21°	
	13,44	15'	20°	
	15,96	15'	20°	
Total.....	64,40	95'		
	2,40	20'	20°	} Sans KOH.
	2,52	44'	21°	
	2,52	30'	22°	
	2,31	30'	22°	
	1,26	17'	21° ₅	
Total.....	10,71	137'		

D'après la première partie de l'expérience, à une durée de respiration de 137 minutes on devrait avoir une consommation d'oxygène de 81^{mm}³,664; si on fait la différence avec les 10^{mm}³,71 d'oxygène consommé dans la deuxième partie, on a environ 70^{mm}³,954 de CO^2 consommé.

EXPÉRIENCE 5.

	Mm ³ O ² .	Durée de la respiration.	Température.	
6 larves III/3, 1 ^{gr} ,172.	6,40	15'	21°	} Avec HOH.
	6,20	15'	21°	
	6,20	15'	21°	
	15,95	30'	21°	
Total.....	34,75	75'		
	3,40	15'	21°	} Sans KOH.
	4,80	30'	21°	
	5,70	44'	21°	
Total.....	13,90	99'		

Ici encore, pour une durée de 99 minutes, correspondent $41\text{mm}^3,47\text{ O}^2$ et sans les $13\text{mm}^3,90\text{ O}^2$ de la deuxième partie de l'expérience, nous obtenons un volume de $27\text{mm}^3,67$, qui correspond à la quantité de CO^2 émise par les larves.

Intensité respiratoire.

L'intensité respiratoire est exprimée dans la littérature physiologique par le quotient :

$$\frac{\text{Mm}^3 \text{ d'oxygène consommé}}{\text{Milligrammes de tissu} \times \text{nombre d'heures}};$$

et, d'après WARBURG, cette formule plus abrégée devient :

$$\frac{\text{Masse d'oxygène consommé}}{\text{Masse tissu. Temps}}.$$

La masse de tissu est exprimée en poids frais et le plus souvent en poids sec. Ainsi RUSSEL et GYE, cité par WARBURG, expriment l'intensité respiratoire en

$$\frac{\text{Cm}^3 \text{ O}^2}{\text{Kilos poids frais} \times \text{minutes}}.$$

BARCROFT et SHORE donnent la respiration du foie en :

$$\frac{\text{Cm}^3 \text{ O}^2}{\text{Kilos poids frais} \times \text{heures}}.$$

D'après WARBURG, la masse de tissu est rapportée au poids sec. Nous représenterons l'intensité respiratoire d'après le quotient établi par ce dernier auteur :

$$\frac{\text{Mm}^3 \text{ O}^2}{\text{Grammes tissu poids sec} \times \text{minutes}}.$$

Si on se rapporte aux chiffres que nous avons obtenus dans les expériences sur la respiration en milieu aérobie, nous trouvons pour l'expérience n° 1 (une larve *G. intestinalis* stade III/2, poids sec $0\text{gr},068$) :

$$\frac{81\text{ mm}^3,4\text{ O}^2}{0\text{gr},068 (\text{poids sec}) \times 50 \text{ minutes}} = 23,9.$$

pour l'expérience n° 3 (4 larves *G. intestinalis*, stade III/3, poids sec $0\text{gr},660$) :

$$\frac{64\text{ mm}^3,40\text{ O}^2}{0\text{gr},660 (\text{poids sec}) \times 95 \text{ minutes}} = 10,1.$$

Intensité respiratoire au cours du développement.

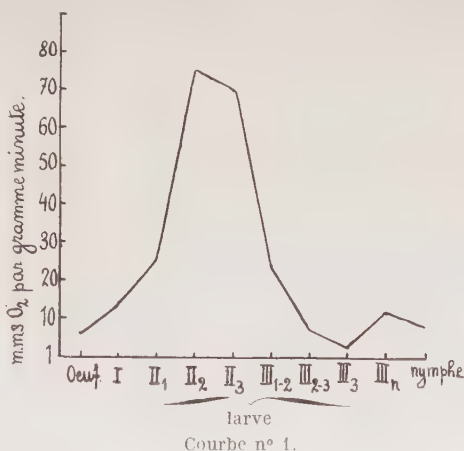
Nous avons examiné la respiration à différents stades à partir de l'œuf jusqu'au stade nymphal. Les chiffres que nous allons donner ici sont les résultats obtenus avec les manomètres de Barcroft, et l'étalonnage en millimètres cubes des divisions manométriques a été établi à différents degrés de température entre 19° et 40° et à la pression atmosphérique ordinaire.

	Mm ³ O ² .	Durée de la respiration.	Température.	Intensité respiratoire.
EXPÉRIENCE 6.				
40 œufs (une grande	0,63	30'	20°	6,0
partie contenant	0,63	32'	20°	
des larves em-	2,20	432'	19°	
bryonnaires), poids	1,05	387'	21°	
sec : 0gr,001.				
EXPÉRIENCE 7.				
40 larves au 1 ^{er} stade.	7,13	161'	19°	13,4
Poids sec : 0gr,0037	2,76	87'	19°	
	4,40	40'	20°	
EXPÉRIENCE 8.				
27 larves, II/1,	13,68	15	39°	20,6
0gr,103.	12,54	15'	39°	
	6,08	15'	39°	
EXPÉRIENCE 9.				
1 larve, II/2, 0gr,021.	5,2	10'	32°	75,8
	10,75	10'	38°	
	10,75	10'	36°	
	26,40	10'	39°	
	28,66	10'	38°	
EXPÉRIENCE 10.				
1 larve, II/3, 0gr,049.	39,99	10'	34°	60,9
	13,33	10'	36°	
	32,80	10'	37°	
	20	10'	38°	
EXPÉRIENCE 11.				
1 larve, III/1, 0gr,068.	21,84	17'	38°	23,9
	20,58	15'	38°	
	19,32	10'	38°	
	9,66	8'	38°	
EXPÉRIENCE 12.				
1 larve, III/3, 0gr,103.	2,77	10'	38°	6,6
	2,85	10'	36°	
	11,75	10'	39°	
	10,26	10'	38°	

	Mm ³ O ₂ .	Durée de la respiration.	Température.	Intensité respiratoire.
EXPÉRIENCE 13.				
4 larves, III/4, 0gr,394.	18,20	15'	39°	1,8
	6,20	15'	39°	
	7,09	15'	38°	
	0,05	15'	38°	
EXPÉRIENCE 14.				
4 larves, III/nymphé,	10,08	30'	21°,5	10,1
0gr,660.	9,24	30'	21°	
	14,28	15'	21°	
	13,44	5'	20°	
	15,96	15'	20°	
EXPÉRIENCE 15.				
4 nymphes, 5 jours;	13,44	5'	19°,5	8,3
p. v. : 0gr,693.	12,32	20'	20°	
	6,84	10'	19°,5	

Avec l'ensemble des chiffres qui montrent l'intensité respiratoire au cours du développement, nous établissons la courbe graphique n° 1.

On voit donc que l'intensité respiratoire augmente à partir de l'œuf et du 1^{er} stade larvaire et atteint le maximum pendant le 2^e stade. Plus tard, pendant la phase du 3^e stade, quand les larves demeurent fixées en permanence dans les organes digestifs de l'hôte, cette



Courbe n° 1.

intensité diminue. Le minimum d'intensité correspond à la période d'attente avant le terme de la nymphose, et elle reprend chez des larves émigrées à l'extérieur. Dans les premiers cinq jours de la nymphose, l'intensité diminue encore d'une certaine proportion.

Variation expérimentale de l'intensité respiratoire.

Toutes les expériences précédentes ont été faites sur des larves à un état physiologique normal, c'est-à-dire des larves

qui n'ont pas séjourné plus d'un jour en dehors des animaux parasités ; la respiration a été observée à une température qui se rapproche de celle où elles vivent.

Nous avons cherché à observer le phénomène de la respiration chez des larves à une température différente et soumises à une certaine durée de jeûne. Voici les chiffres obtenus :

	Mm ³ O ² .	Durée de la respiration.	Température.	Intensité respiratoire.
EXPÉRIENCE 16.				
6 larves, III/3, 0 ^{gr} ,984,	30,80	60'	21°	0,58
2 jours de jeûne.	11,20	62'	21°,5	
	11,60	20'	21°,5	
	18,40	20'	21°,5	
EXPÉRIENCE 17.				
6 larves, III/3, 1 ^{gr} ,472,	6,40	15'	21°	0,39
3 jours de jeûne.	6,20	15'	21°	
	6,20	15'	21°	
	15,95	30'	21°	
EXPÉRIENCE 18.				
4 larves, III/3, 0 ^{gr} ,437,	8,55	15'	38°	1,14
12 jours de jeûne.	10,83	15'	38°	
	4,12	15'	37°,5	
	6,49	17'	37°	
	9,44	15'	37°	
EXPÉRIENCE 19.				
5 larves, III/3, 0 ^{gr} ,847,	10,435	15'	38°	0,65
12 jours de jeûne.	8,89	15'	38°	
	10,60	15'	37°,5	
	2,20	17'	37°	
	10,50	15'	37°	

Les expériences nos 16 et 17 montrent qu'à une température au-dessous de la normale (38°) l'intensité respiratoire diminue.

Ainsi, en comparant les chiffres des expériences 12 et 13, d'une part, avec les expériences 16 et 17, d'autre part, on voit que l'intensité respiratoire diminue de 6,6 et 1,8 à 0,58 et 0,39. L'inanition fait également diminuer l'intensité respiratoire. Ainsi chez des larves, après douze jours de jeûne, l'intensité respiratoire descend à 1,14 dans l'expérience 18 et 0,65 dans l'expérience 19. La différence d'intensité dans ces

deux dernières expériences provient de ce que le poids sec des larves est également différent; les larves avec 1,14 d'intensité sont plus jeunes que les larves avec 0,65. Les larves de ces deux dernières expériences peuvent être comparées avec les larves des expériences 10 et 11 qui ont une intensité respiratoire de 60,9 et 23,9.

ANAÉROBIOSE.

L'anaérobie chez les insectes a été mise en évidence d'après BODINE par plusieurs auteurs [WINTERSTEIN (1921), LEE (1924), WIELIS (1925), DAWIS et SLATER (1925)]. BODINE étudie ce phénomène chez différents Orthoptères (*Melanoplus* diff. *M. femur rubrum* et *Chortophaga viridifasciata*). L'auteur observe que, pendant la mensuration manométrique de la consommation de l'oxygène, si on immerge ces insectes dans l'eau, la consommation de l'oxygène s'arrête pendant la phase d'immersion; après la sortie de l'eau, la consommation de l'oxygène reprend avec beaucoup plus d'intensité que pendant la phase précédant l'immersion. Les larves présentent donc pendant l'immersion une respiration désignée par l'auteur comme anaérobienne. Sur les larves d'Estres, KEMNITZ (1917) donne des détails importants. Cet auteur fait vivre des larves dans une atmosphère d'hydrogène pendant quatre jours, et, en analysant en même temps la quantité de glycogène et d'albumine du corps de ces larves, il observe que, pendant cette vie anaérobienne, il y a une consommation importante de ces substances, notamment du glycogène. Une partie de ce corps est utilisée, dit-il, dans la respiration intramoléculaire, pendant la vie dans l'atmosphère privée d'oxygène.

Dans notre étude, à ce sujet, nous avons cherché à observer, d'une part, les conditions de vie de ces larves dans le milieu anaérobien et, d'autre part, à établir quelques détails de plus sur les phénomènes qui ont lieu pendant cette sorte de vie.

Observations sur le comportement des larves dans les milieux privés d'oxygène atmosphérique.

EXPÉRIENCES. — 1^o Nous avons mis des larves au 3^e stade dans deux petits cristallisoirs de verre remplis d'eau distillée bouillie; les cristallisoirs ont été couverts avec des plaques de verre, avec la précaution de ne laisser aucune bulle d'air à l'intérieur; le couvercle a été paraffiné; nous avons mis dans chacun de ces cristallisoirs quatre larves. Le tout a été gardé à la température de 38° et observé à plusieurs intervalles. Au début, les larves présentaient des mouvements normaux et se déplaçaient dans l'eau en ouvrant de temps en temps les stigmates respiratoires. Un jour après, les mouvements du corps commençaient à être limités. A travers les cuticules, on voyait sur la partie dorsale les pulsations du vaisseau dorsal. Quelques bulles de gaz sortaient par les orifices stigmatiques et se ramassaient sous le couvercle du cristallisoir. Au bout de trois jours, les larves ne bougeaient plus, mais le cœur pulsait toujours, la quantité de gaz expulsé augmentait également. Au bout de six jours, les larves, toujours immobiles, tenaient les stigmates largement ouverts; de rares bulles de gaz y sortaient encore. En secouant fortement le cristallisoir, les larves accusaient de légers mouvements du corps, mais les pulsations du vaisseau dorsal étaient à peine perceptibles. Au bout de treize jours, les larves paraissaient mortes, aucun mouvement du corps et aucune pulsation du cœur. Nous avons ouvert à ce moment-là les deux cristallisoirs et nous avons sorti les larves. Une larve était morte mais les sept autres étaient encore vivantes; elles ont alors recommencé à faire des mouvements, et le cœur a repris ses pulsations. Ces larves ont vécu plusieurs jours après l'expérience.

2^o Nous avons cherché à observer la durée de vie des larves d'âge et d'espèces différentes et immergées dans de l'huile de vaseline, donc à l'abri de tout oxygène atmosphérique ou d'oxygène dissous. Les larves ont été gardées à l'étuve à 38°. Voilà les résultats obtenus :

110	larves	II/1.	<i>G. nasalis</i> ..	16	larves surviv. après	4	jours d'immersion		
58	—	III/2.	<i>G. nasalis</i> ..	10	—	4	—	—	
25	—	III/2.	<i>G. intestin</i> ..	10	—	7	—	—	
35	—	III/3.	<i>G. intestin</i> ...	7	—	10	—	—	
200	—	—	<i>G. intestin</i> ...	58	—	17	—	—	
80	—	—	<i>G. inermis</i> ...	1	—	17	—	—	
80	—	—	<i>G. hæmor</i> ...	3	—	17	—	—	
80	—	—	<i>G. nasalis</i> ...	1	—	17	—	—	
80	—	—	<i>G. pecorum</i> ..	46	—	17	—	—	

Une autre série de larves a été immergée dans l'eau et, au-dessus de l'eau, nous avons mis une couche épaisse d'huile de vaseline.

200 larves III/3.	<i>G. intestinalis</i> ...	3	vivantes.	25	jours.
75 — —	<i>G. inermis</i> ..	1	—	25	—
37 — —	<i>G. pecorum</i> .	16	—	25	—

De ces expériences on déduit, d'une part, que les larves jeunes ont une vie moins longue dans un milieu privé d'oxygène que les larves âgées ; d'autre part, on voit qu'entre les différentes espèces il y a une différence d'adaptation ; les larves de certaines espèces ont dans un milieu anaérobien une durée de vie plus longue que d'autres espèces. Ainsi les larves de *G. pecorum* présentent un pourcentage de survie de 57 p. 100 dans 17 jours et de 37 p. 100 dans 25 jours. Les larves de *G. intestinalis*, 29 p. 100 dans 17 jours et 1,5 p. 100 dans 25 jours, tandis que les larves de *G. nasalis* présentent un pourcentage de survie de 1,2 p. 100 dans 17 jours, les larves de *G. inermis*, 1,2 p. 100 dans 17 jours et 1,3 dans 25 jours.

En tenant compte de l'organe où parasitent ces larves, on voit que les larves qui vivent dans l'estomac (*G. intestinalis* et *G. pecorum*) ont un pouvoir de résistance très élevé en comparaison des larves qui vivent dans le duodénum *G. nasalis* ou le rectum *G. inermis* et *G. hæmorrhoidalis*. On s'explique mal cette différence de résistance dans un milieu privé d'oxygène, parce que les larves qui séjournent dans l'estomac, où il y a plus d'air que dans les autres organes, résistent beaucoup plus longtemps à la privation d'oxygène que des larves qui vivent dans des organes où il y a un manque presque total d'oxygène atmosphérique.

Émission du CO².

La longue résistance de vie des larves immergées dans l'huile de vaseline et dans un milieu privé d'oxygène s'explique parce que le phénomène de la respiration continue, et, quoiqu'il n'y ait pas d'absorption d'oxygène par l'extérieur, il y a une émission de CO². Cette émission est appréciable par le fait que, chez les larves immergées dans l'huile, on voit sortir par les stigmates de petites bulles d'un gaz qui n'est autre chose que du CO². Ce gaz n'étant pas soluble dans l'huile de vaseline, il remonte à la surface ou, si l'espace est

fermé, le gaz se ramasse au niveau supérieur. Si, dans une des ampoules du manomètre de BARCROFT, on met des larves immergées dans une certaine quantité d'huile de vaseline, alors, à la suite de la respiration, le CO_2 est rejeté dans l'air atmosphérique contenu dans l'ampoule, et, la pression étant changée, il y a un dénivèlement de l'indicateur du manomètre. La dénivellation représente la quantité de CO_2 émise par les larves qui se trouvent dans l'ampoule.

Nous ajoutons sur ce tableau les résultats des expériences faites en ce sens.

	CO ₂ en divisions manométriques.	Durée de la respiration.	Température.
EXPÉRIENCE 1.			
1 larve <i>G. intest.</i> , III/2,	1,0	10'	38°
poids sec : 0 ^{gr} ,068.	1,4	22'	38°
EXPÉRIENCE 2.			
6 larves <i>G. intest.</i> , III/3.	1,5	30'	19° ₅
poids sec : 0 ^{gr} ,984.	2,3	63'	20°
	3,9	397'	20° ₅
	6,4	720'	22°

Les chiffres de ces expériences nous montrent que la quantité de CO_2 expulsé n'est pas proportionnelle à la durée de la respiration. Plus le temps est long, plus la quantité de CO_2 est réduite, ce qui prouve que l'intensité de la respiration diminue au fur et à mesure que le séjour se prolonge dans le milieu anaérobie. Nous avons vu, d'après les expériences précédentes, que cette réduction de l'intensité de la respiration se traduit par une suppression de tous les mouvements du corps. Les larves s'immobilisent et paraissent passer une sorte de vie ralentie. BODINE note le même phénomène chez des Orthoptères immergés dans l'eau. Pour l'auteur, les Orthoptères, pendant cette immersion dans l'eau, passent par une sorte d'anesthésie. Nous concluons que le même phénomène se produit pour les larves d'*Œstres*.

Tyrosinase.

Ce ferment oxydant, signalé et étudié chez beaucoup d'insectes, n'a jamais fait l'objet d'aucune observation chez les Œstrides. Dans un groupe avoisinant, les Muscides, la tyrosinase a été mise en évidence par GESSARD (1904) chez la larve et l'adulte de *Lucilia*.

Nous ne ferons pas ici la liste de tous les auteurs qui ont étudié ce ferment chez les insectes et autres animaux (il y a dans la bibliographie de ce travail la liste de toutes les publications). Nous rappelons seulement que, dans deux récents mémoires, UVAROV (1928) et DELAGE (1931), il y a une revue sur les principales études faites à ce sujet. VERNE (1926) donne une revue encore plus complète des publications sur la tyrosinase.

OBSERVATIONS. — Si on prend une larve d'Œstre et qu'on l'écrase dans un verre de montre, on voit, après quelques minutes, que le produit noircit. Ce noircissement est dû à l'oxydation de la tyrosine, oxydation qui est facilitée par un ferment, la tyrosinase, qui se trouve dans le corps de la larve. Un extrait frais des larves préparé d'après les méthodes courantes de chimie biologique produit l'oxydation d'une solution de 1/100 de tyrosine. L'oxydation se traduit par la production de la mélanine colorée en noir. La proportion de un centimètre cube d'extrait pour 10 centimètres cubes de solution tyrosine suffit pour donner une réaction intense. La coloration de la tyrosine dépend de l'intensité de l'oxydation, et il y a toute une échelle de couleurs depuis le gris clair en passant par le rouge, violet, jusqu'à la coloration noire-encre de Chine. D'après cette échelle de coloration, on peut apprécier la quantité de ferment qui existe dans le corps des insectes à différents stades ou dans les divers organes du corps. Des détails sur la préparation de l'extrait seront donnés plus loin au dosage oxydimétrique de la tyrosinase.

Dans notre étude, nous avons cherché à établir le développement de ce ferment pendant les différents stades de la vie, depuis l'œuf jusqu'à l'adulte. D'autre part, nous avons

cherché la quantité de ce ferment dans les divers organes du corps de la larve, et nous l'avons dosé sur des larves à des états physiologiques spéciaux.

Technique. — Dans notre étude sur l'appréciation de la quantité du ferment ou l'intensité de l'action de ce ferment sur la tyrosine, nous avons employé, d'une part, la méthode qui consiste à observer la coloration de la tyrosine en présence d'un extrait quelconque et, d'autre part, le dosage de la mélanine par la méthode oxydimétrique. Pour la première méthode, nous avons adopté les indications de BÈRTRAND et de BIDERMANN concernant la préparation des extraits et, pour le dosage oxydimétrique, nous avons suivi les indications de BACH, HAHN et STERN (1908). Mais, étant données la composition organique des larves de Gastrophiles et les conditions spéciales de leur développement, nous avons dû modifier certains détails techniques que nous exposerons au cours de nos expériences.

Étude quantitative de la tyrosinase au cours du développement.

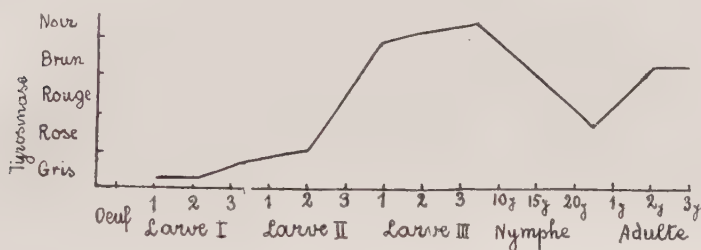
L'action de la tyrosinase sur la tyrosine se traduit par une coloration qui, d'après l'intensité de l'oxydation, varie de la couleur gris clair jusqu'au noir foncé. Pour mieux fixer cette intensité de la réaction, nous établissons une série de cinq nuances fixes de coloration : gris, violet pâle, violet rouge, brun et noir. Dans un extrait quelconque, la quantité de tyrosinase sera facilement appréciée d'après ces différentes nuances de coloration. D'autre part, pour mieux comprendre les détails des expériences concernant le développement de ce ferment pendant la croissance, nous distinguons dans chaque stade larvaire trois étapes, que nous caractérisons par les dimensions du corps de la larve.

EXPÉRIENCES.

Œufs. — Tous les œufs extraits de l'abdomen d'une femelle ont été broyés avec un peu de sable de Fontainebleau dans un petit godet de porcelaine. Nous avons ajouté ensuite 2 centimètres cubes de solution de tyrosine : 0^{gr},1 p. 100; vingt-quatre heures après, il n'y a aucune coloration de la solution de tyrosine. Nous avons répété cette expérience avec un lot de 200 œufs récemment pondus. Le broyage de ces œufs ne présentait également aucun pouvoir oxydant.

Larves au 1^{er} stade. — Après des élevages expérimentaux, nous avons obtenu deux lots de larves, le premier de 40 larves, le second de 120 larves. Ces larves étaient au début de leur premier stade. Chaque lot broyé et mélangé avec 2 centimètres cubes de solution de tyrosine. Après vingt-quatre heures, nous avons obtenu une légère coloration grise de la solution avec 200 larves; la tyrosine avec 40 larves est restée non oxydée. Donc le ferment existe dans le corps des larves dès l'éclosion; mais il est dans une proportion tellement réduite que, pour obtenir même une très faible réaction, il faut un grand nombre de larves.

Nous avons ensuite recueilli 4 larves de 2-3 millimètres de longueur dans la muqueuse de la langue d'un cobaye, c'est-à-dire des larves plus âgées que les précédentes; le produit de broyage de ces larves ne pro-



Courbe n° 2. — Tyrosinase au cours du développement.

voque qu'une très légère coloration de la même quantité de solution de tyrosine. On voit donc que la quantité de ferment n'augmente pas au cours de la croissance pendant le 1^{er} stade larvaire.

Larves au 2^e stade. — Le produit d'une larve de 2^e stade recueillie au pharynx du Cheval ne produit aucune réaction sur la tyrosine. Le produit de 8 larves de *G. nasalis* de 4 à 5 millimètres ne colore après vingt-quatre heures que d'une nuance légèrement grise la solution de tyrosine. Par contre, 8 larves plus âgées mesurant 7 à 8 millimètres produisent une coloration rougeâtre après une heure et une couleur rouge violacé vingt-quatre heures après.

Larves au 3^e stade. — Le ferment se développe en grande quantité pendant ce stade. Le produit de broyage de 2 larves de *G. intestinalis* de 11 millimètres colore d'une nuance brune 2 centimètres cubes de solution de tyrosine, tandis qu'une seule larve à la fin de ce même stade, et mesurant 18 millimètres, colore en trois heures la tyrosine en une nuance noir-encre de Chine.

Une larve prise au 3^e stade au moment d'être expulsée, c'est-à-dire quand elle commence sa nymphose, et broyée, produit en quinze minutes une coloration rouge brun intense. C'est à ce moment que la quantité de tyrosinase est au maximum.

Nymphe. — Le broyage d'un nymphe de dix jours extraite du pupa-

rium produit dans vingt-quatre heures une coloration brune de 2 centimètres cubes de solution de tyrosine; une nymphe de quinze jours, après vingt-quatre heures également, colore la tyrosine en rouge violacé, et une nymphe de vingt jours donne la même coloration, mais d'une nuance plus claire.

Adulte. — Le produit du broyage d'un adulte au moment de l'éclosion provoque en vingt-quatre heures une coloration violet clair, et un individu, deux jours après l'éclosion, colore en brun la tyrosine.

D'après la courbe graphique (courbe n° 2) que nous avons établie à la suite de ces expériences, on voit que le ferment, la tyrosinase, prend naissance dans les tissus larvaires, même au moment de l'éclosion des jeunes larves primaires, et la quantité commence à peine à augmenter à la fin du 2^e stade; elle arrive au maximum à la fin de la vie larvaire et diminue pendant la nymphose. A l'apparition de l'adulte, la quantité de la tyrosinase commence encore à augmenter, mais sans atteindre les proportions qu'elle présentait pendant le 3^e stade larvaire.

Dosage oxydimétrique de la tyrosinase.

Ce dosage est basé sur le principe de l'oxydation de la mélanine par le permanganate de potassium. Or, la mélanine étant le produit qui résulte de l'oxydation de la tyrosine sous l'influence de la tyrosinase, en titrant la mélanine, on apprécie indirectement ce dernier produit. Cette méthode de dosage a été imaginée par BACH (1908) et modifiée ensuite par HAHN et STERN (cités par OPPENHEIMER, 1929). Ces deux auteurs n'ont pas spécialement publié leurs modifications, mais les ont confiées à OPPENHEIMER, qui les a introduites dans son traité *Die Fermente* (1929). Cette méthode n'est pas appréciée par les auteurs mêmes comme une méthode exacte de dosage, mais comme une simple méthode d'indications. Nous avons adopté cette méthode pour mieux apprécier les résultats des expériences précédentes, c'est-à-dire pour avoir une nouvelle confirmation au point de vue de la quantité de ce ferment. Au cours des expériences, nous avons cherché à écarter certaines difficultés de cette méthode en apportant quelques petites modifications aux détails des

manipulations, de sorte que nous croyons utile de donner une courte description de cette méthode de dosage.

Préparation de l'extrait. — Un certain nombre de larves (nombre qui varie d'après la taille des larves), chez lesquelles on veut doser la tyrosinase et qu'on a pesé d'avance, sont coupées aux ciseaux en petits morceaux ; on les broie dans le mortier en ajoutant, goutte à goutte, 10 centimètres cubes d'eau chloroformée ; généralement une quantité de 3 grammes (poids vivant) suffit pour donner une forte réaction. Le broyage doit durer quelques minutes ; on sépare ensuite les débris organiques par centrifugation. Les larves d'Œstres ayant une grande quantité de graisse, on constate que, dans les tubes après la centrifugation, il y a au-dessus du liquide une couche de graisse. On prend alors ce liquide par aspiration avec une pipette de 10 centimètres cubes, en laissant la couche grasseuse dans le tube.

Préparation des éléments nécessaires au dosage :

1° La solution-tampon : $n/15$ KH^2PO^4 (1^{gr},078 poids moléculaire), à laquelle on ajoute au moment de l'opération une partie égale de solution : $1/15$ $\text{Na}^2\text{HPO}^4 + 2 \text{H}^2\text{O}$ (11^{gr},876 poids moléculaire). Le mélange de ces deux solutions donne un pH 6,81 ;

2° La solution de tyrosine : on dissout 0^{gr},1 de tyrosine dans 200 centimètres cubes de mélange les deux solutions précédentes ;

3° Solution acide sulfurique 10 p. 100 ;

4° Solution MnO^4K 0,01 n .

Dans la technique de BACH, HAEN et STERN, on recommande une solution de 0,002 de MnO^4K . Nous avons augmenté la concentration de la solution de MnO^4K à cause de la grande proportion de matières protéiques de l'extrait de larves des Gastrophiles, matières qui, s'oxydant en même temps que la mélanine, absorbent une grande quantité de permanganate de potassium.

Technique du dosage. — Dans un tube de verre, on met 2 centimètres cubes d'extrait à doser, et on ajoute 60 centimètres cubes d'eau distillée et 20 centimètres cubes de solution tyrosine ; dans un autre tube, on prend 2 centimètres cubes d'extrait et on ajoute 30 centimètres cubes d'eau distillée et 20 centimètres cubes de solution-tampon ; on met les deux tubes à une température de 20°. La réaction de la

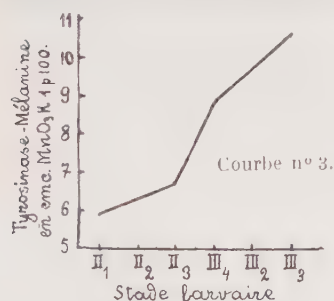
tyrosine aura lieu seulement dans le tube où il y a la solution de tyrosine; il se produira de la mélanine, et la solution prendra une coloration qui sera d'autant plus foncée qu'elle restera longtemps à l'étuve. Dans le second tube, il n'y aura aucune coloration. On peut doser la mélanine à intervalles différents, mais, au bout de vingt-quatre heures, le processus d'oxydation est au maximum. Presque tous nos dosages ont été faits après ce laps de temps. Pour le dosage, on sort les deux tubes et on prend de chacun 40 centimètres cubes dans deux petits verres coniques à large ouverture; on ajoute un centimètre cube de solution d'acide sulfurique dans chaque partie. On fait ensuite le titrage avec la solution de permanganate. Dans la partie où il y a de la mélanine, on ajoute du permanganate, tout d'abord une première quantité jusqu'à la décoloration de la solution et ensuite une deuxième quantité jusqu'à ce que la solution se colore en violet par le permanganate, c'est-à-dire jusqu'à persistance de la coloration violette. Dans le second tube, le témoin, où il n'y a pas de mélanine, le permanganate est utilisé seulement pour l'oxydation des matières protéiques en dehors de la mélanine, et on ajoute également du permanganate jusqu'à la coloration persistante violette. La différence des chiffres indiquant la quantité de permanganate utilisé indique la proportion de la mélanine et respectivement de la tyrosinase existant dans l'extrait dosé. Pour des dosages comparatifs, il faut donc rapporter les résultats au poids de la substance vivante des larves chez lesquelles on cherche la tyrosinase.

Cette technique, telle qu'elle est indiquée par les auteurs qui l'ont décrite, ne peut pas donner des résultats très précis; quand, par exemple, dans la solution à doser, il y a une trop grande quantité de mélanine, on ne peut pas alors suivre d'une part la décoloration et, d'autre part, l'apparition de l'excès de permanganate qui indique la fin du dosage. Cette difficulté nous a amené à modifier quelque peu cette technique. Ainsi, quand la coloration de la solution à doser est trop foncée, brune ou noire par exemple, nous ajoutons encore 10 centimètres cubes d'eau distillée, et nous faisons le titrage

à chaud en chauffant la solution en dessous de l'ébullition. La décoloration se fait plus nette que dans le dosage à froid. Dans ce cas, il faut faire le titrage du contrôle également à chaud. Dans une série d'extraits, parmi lesquels quelques-uns présentent de la mélanine en grande quantité, il est recommandable de faire pour toute la série le dosage à chaud. Souvent pour des extraits où nous supposons que le ferment était en grande quantité pour diluer la mélanine, nous avons fait le mélange pour le dosage seulement avec un centimètre cube d'extrait au lieu de 2 et la solution de tyrosine 10 centimètres cubes au lieu de 20. En général, cette méthode de dosage, avec les adaptations que nous venons d'indiquer, peut donner sinon une précision absolue, tout au moins des chiffres établissant une indication plus nette que la simple méthode de coloration.

Voici quelques chiffres que nous avons obtenus par cette méthode, en cherchant la tyrosinase pendant une partie du développement larvaire.

NOMBRE et stade des larves.	POIDS VIVANT.	20 HEURES.		24 HEURES.	QUANTITÉ DE FERMENT en cent. cubes de MnO^*K 1 p. 100.
		I ^{er} d.	II ^e d.		
34 II/1	1 ^{gr} ,319	T 6,9 C 1,8	7,4 2,9		5,1-4,5
15 II/3	1 ^{gr} ,319	T 9,5 C 2,8	9,7 2,3		6,7-6,7
8 III/1	1 ^{gr} ,300	T 10,1 C 2,1	10,5 2,5	11,5 2,8	8,0-8,8-8,7
2 III/3	1 ^{gr} ,300	T 14,4 C 4,3	14,7 4,4	15,8 5,2	10,1-10,3-10-8



D'après ce graphique (courbe n° 3), que nous établissons avec les chiffres du tableau précédent, nous voyons que la tyrosinase augmente de quantité au fur et à mesure que les larves sont plus âgées.

Courbe n° 3. — Tyrosinase en centimètres cubes pendant les 2^e et 3^e stades larvaires.

La tyrosinase dans les différents organes du corps chez la larve au 2^e stade.

EXPÉRIENCE. — Nous avons quatre godets et nous mettons dans chacun 2 centimètres cubes de solution de tyrosine à 1 p. 100; puis nous ajoutons dans le godet n° 1 deux gouttes du sang de la larve; dans le n° 4, le tissu adipeux d'une larve; dans le n° 3, l'organe rouge, et dans le n° 2 une petite quantité de la paroi d'une larve contenant la cuticule et les muscles. Ces organes ont été d'abord bien lavés à l'eau distillée et ensuite triturés dans la solution de tyrosine. Après vingt-quatre heures, dans le godet n° 1, il y avait une coloration noir-encre de Chine; dans le n° 2, une coloration brun clair; dans le n° 3, une coloration légèrement grise et, dans le n° 4, la tyrosine est restée presque incolore.

On déduit donc que le ferment se trouve dans le sang et que les autres organes, les muscles, la paroi du corps et l'organe rouge en contiennent une plus faible quantité.

La tyrosinase chez des larves en inanition.

EXPÉRIENCE. — Des larves au 3^e stade ont été immergées dans l'huile de vaseline, où elles sont restées vivantes pendant quinze jours. Sur ces larves, nous avons cherché la tyrosinase à deux intervalles différents, au bout de quatre jours et au bout de quinze jours; sur un autre lot, le ferment a été dosé d'après la méthode oxydimétrique. Voici les chiffres que nous avons obtenus :

NOMBRE ET DURÉE de l'inanition.	POIDS VIVANT.	24 HEURES.		TYROSINASE en cent. cubes de MnO ⁴ P. 1 p. 100	POURCENTAGE.
		I ^{er} d.	II ^e d.		
3 larves. 4 jours.	1 ^{gr} ,763	T 21,8 C 15,5		6,3	3,8 p. 100
2 — 15 —	1 ^{gr} ,080	T 2,8 C 1,6	2,6 1,3	1,2-1,3	1,15 p. 100

D'après cette expérience, on voit que, au cours de l'inanition, la tyrosinase diminue en quantité.

Discussions sur le rôle physiologique de la tyrosinase.

D'après les études antérieures, il semble établi que la tyrosinase est un ferment oxydant agissant sur des acides aminés, parmi lesquels le principal serait la tyrosine, et WYSS (cité par VERNE, 1926) admet que ce ferment agit non seulement

sur les acides aminés, mais encore sur les phénols. En général, le produit final de l'oxydation est la mélanine, mais Wyss ajoute que la coloration rose de la 1^{re} phase de la réaction semble être due à une combinaison de molécules de phénols entre elles et en présence des produits de l'attaque de l'acide aminé. La condensation de la mélanine est le résultat d'une combinaison chimique ultérieure de composés renfermant à la fois des fonctions phénol et aminées, tyrosine, tyramine, etc. D'autre part, d'après la nature de l'acide aminé, oxydé, il résulte non seulement l'apparition de la couleur mélanique, mais encore l'apparition d'autres corps de couleurs différentes. Nous n'entrerons pas dans les détails des réactions chimiques de ces phénomènes; on les trouve dans tous les récents traités de chimie biologique.

Maintenant, si on se rapporte à l'étude quantitative de la tyrosinase chez les Gastrophiles, on voit que ce ferment, qui apparaît dès le 1^{er} stade, se trouve en grande quantité pendant la plus grande partie de la vie larvaire et atteint le maximum à l'époque où la larve prépare sa nymphose. Au début de la nymphose, il y a une forte production de mélanine, qui se traduit par la formation de la coque nymphale. Plus tard, au cours de la nymphose, le ferment diminue progressivement jusqu'à l'éclosion de l'adulte; alors il reprend en partie son développement. Nous ajoutons que, dans les derniers moments de la vie larvaire, il apparaît dans le corps des larves un pigment verdâtre, et ce n'est qu'après cette manifestation que le tégument commence à prendre la coloration tout d'abord rouge, ensuite brune et finalement noire. Avant la formation de la mélanine, il se forme donc dans le corps des larves une matière protéique de couleur verdâtre. D'autre part, nous avons vu que, pendant ce stade larvaire, en même temps que la tyrosinase, il y a également de la tyrosine. Si on prend du sang de quelques larves et si on le laisse à l'air libre, il noircit vite, ce qui démontre qu'il y a formation de mélanine. Or, *in vivo*, la production de mélanine ne se manifeste qu'au début de la nymphose. Donc, chez la larve, il doit y avoir un facteur qui s'oppose à la formation de la mélanine. On

s'explique facilement le rôle de la tyrosinase dans la formation de la mélanine et de ce corps verdâtre au début de la nymphose. Mais la présence d'une quantité considérable de ce ferment, pendant la longue durée du 3^e stade larvaire, nous amène à penser que ce ferment a une autre action que celle de la formation de la mélanine. WYSS a établi que la tyrosinase peut agir non seulement sur la tyrosine, mais encore sur d'autres acides aminés dont les produits ne conduisent pas seulement à la formation de la mélanine. Ce ferment aurait alors chez la larve le rôle de faciliter l'oxydation des éléments, acides aminés, phénols, dont le produit peut entrer dans le métabolisme général.

Notre dernière expérience, qui montre la réduction quantitative de ce ferment pendant l'inanition, confirme en partie cette supposition.

MÉTABOLISME NUTRITIF

Transformation de l'hémoglobine.

La présence de l'hémoglobine dans le corps des larves de Gastrophiles est connue depuis longtemps. VANEY (1801) l'a mise en évidence pour la première fois dans les cellules trachéales de l'organe rouge. KEMNITZ (1817) ensuite étudie quelques réactions de l'extrait de cet organe rouge contenant de l'hémoglobine.

OBSERVATIONS.

L'hémoglobine chez les larves de différentes espèces. — Les larves des différentes espèces n'ont pas la même coloration. Ainsi les larves au 3^e stade de *G. pecorum* ont une coloration rouge-chair très vive; celles de *G. intestinalis* présentent la même coloration mais ont une nuance très pâle. Les larves de *G. hæmorrhoidalis* sont rose clair; celles de *G. nasalis* et *inermis* sont jaunâtres.

En général, la cuticule des larves est en partie transparente, surtout chez les jeunes larves au 2^e stade, de sorte que c'est la coloration des organes intérieurs qui se traduit à

l'extérieur. L'organe rouge se distingue très nettement et occupe plus d'un tiers de la partie postérieure du corps; sa coloration est rouge clair avec une nuance de la couleur du sang dilué. Chez des jeunes larves de certaines espèces *G. intestinalis* et *pecorum*, le tissu adipeux même prend une coloration rose quelquefois semblable à celle de l'organe rouge. Chez des larves plus âgées et chez des jeunes larves de *G. nasalis* et *inermis*, les deux organes ont une coloration visiblement différente. Le tissu adipeux présente toujours une légère coloration rose pâle, tandis que l'organe rouge est coloré en rouge. Si on ouvre des larves, on voit que leur sang est également coloré légèrement en rouge. Il y a des espèces dont le sang présente une coloration rouge prononcée, *G. pecorum*, et des larves où le sang est moins rouge, rose pâle, presque jaunâtre, *G. nasalis* et *G. inermis*. Ce sont justement les larves qui ont une coloration claire dont le sang est moins coloré en rouge.

Analyse spectroscopique. — Ces analyses ont été faites à l'aide du microspectroscope. Le sang des larves recueilli avec une pipette effilée a été mis soit entre lame et lamelle, sous une couche assez épaisse, soit dans la cuve du spectre de comparaison, qui est annexée à l'oculaire microspectroscopique.

Le sang frais d'une larve de *G. pecorum*: espèce qui présente habituellement un sang de couleur rougeâtre, donne un spectre avec une bande mince foncée entre 590 et 580, une autre bande plus étendue mais moins foncée entre 560 et 530 et une bande très étendue dans la partie droite foncée du spectre et qui commence à la division 520. Le spectre, dans ce cas, se rapproche du spectre de méthémoglobine, ce qui démontre qu'il y a dans le sang de l'hémoglobine; mais, au cours de la manipulation et à cause de l'action des ferments oxydants, spécialement la tyrosinase, il y a cette production de méthémoglobine.

Avec le sang d'une larve de *G. intestinalis*, sang qui présente une faible coloration rose pâle, le spectre est différent. Il n'y a pas ici la première bande du D, et la deuxième bande entre les divisions 550 et 570 est très faible comme

intensité. La troisième bande est limitée également à une mince bande faible qui est située beaucoup plus à gauche, presque dans le vert; ce spectre se rapproche du spectre de l'hémochromogène. Chez des larves de *G. inermis* et *G. hæmorrhoidalis*, où le sang est également très peu coloré, le spectre reste semblable au spectre précédent; il y a donc, dans le sang de ces dernières espèces, un dérivé de l'hémoglobine qui doit être en quantité plus réduite que chez les autres espèces.

*L'état de l'hémoglobine et de ses dérivés
dans les différents organes.*

Nous avons dit plus haut que le tissu adipeux et l'organe rouge présentent une coloration particulière. L'organe rouge est toujours coloré en rouge clair, tandis que le tissu adipeux présente une coloration rose pâle avec une intensité différente d'après l'âge des larves ou les états physiologiques. Les deux organes mis dans de l'eau ordinaire perdent en partie leur coloration. La décoloration est totale pour les cellules adipeuses, qui deviennent entièrement blanches. Pour l'organe rouge, quelques cellules périphériques seulement se décolorent, tandis que la masse de l'organe conserve toujours une coloration rouge clair. Chez les cellules adipeuses, la coloration est superficielle; les cellules trachéales sont entièrement imprégnées du pigment hémoglobinique. La coloration du sang peut changer normalement chez la même espèce. Ainsi, chez l'espèce *G. pecorum*, où le sang présente la plus forte coloration rouge, il y a des larves dont le sang est moins coloré; chez le *G. intestinalis*, où le sang est rose pâle, certaines larves ont le sang presque incolore. Pour les larves dont le sang est d'une coloration intense, l'intensité de cette coloration diminue après quelque temps d'inanition.

Ainsi, en examinant après huit ou dix jours d'inanition des larves de *G. pecorum*, on voit que le sang, habituellement rouge, a pris une teinte plus claire et plus pâle.

Analyse spectroscopique. — Une émulsion de l'organe de plusieurs larves montre au microspectroscope un spectre à quatre bandes; la première très mince dans le rouge, une autre dans le jaune, la troisième plus étendue dans le jaune et vert et la quatrième, la plus large, dans le bleu. Ce spectre se rapproche de celui du méthémoglobine ou de l'hématine alcaline.

Une émulsion de tissu gras présentant une nuance de coloration rose donne un spectre qui se rapproche de celui de l'hématophosphorine; c'est en somme de l'hémochromogène qui se transforme sous l'action de l'air et de la lumière. Avec du tissu gras incolore, le spectre se rapproche du spectre de l'hématine réduite ou de l'hémochromogène. L'hémochromogène résulte de la réduction de l'hémoglobine dans le milieu acide du sang. En effet, le sang de ces larves présente une acidité prononcée avec un pH de 5^4-5^6 . Enfin, avec le sang incolore des larves, normales ou soumises à l'inanition, le spectre se rapproche du spectre de l'urobiline.

*Le fer résultant de la décomposition des derniers dérivés
de l'hémoglobine.*

Nous avons vu qu'à la suite de la digestion intestinale l'hémoglobine du sang ingéré est décomposée en globine et hématine. Dans la cellule intestinale, la dernière produite, l'hématine, se dédouble en hémochromogène et fer. Le fer est en partie accumulé dans le protoplasme des cellules intestinales et la quantité de fer accumulée est d'autant plus grande que la larve est plus âgée.

Si nous cherchons le fer dans les autres organes du corps de la larve, nous ne le trouvons ni dans les cellules adipeuses, ni dans celles de l'organe rouge. Nous le retrouverons déposé en masse dans les cellules trachéales latérales ou cœnocytes. Ces cellules sont toujours bourrées de granules de fer (Pl. II, fig. 20). Cela démontre qu'une partie du fer traverse l'épithélium intestinal entré avec le sang dans la circulation et qu'après certaines réactions dans le corps il est déposé dans

les œnocytes. Ce fer, qui entre dans la circulation générale, n'est pas visible dans le sang et les autres organes internes parce qu'il se trouve dans une combinaison organique spéciale. Le fer déposé à l'état métallique dans les œnocytes doit dériver de la réduction de ce dernier corps protéique qui serait l'hémoglobine du sang et de certains organes internes de la larve. Le fer déposé dans les cellules épithéliales de l'intestin provient du fer qui se trouve dans l'hémoglobine du sang ingéré et représente le fer en excès. Celui qui ne peut pas être utilisé dans les réactions de la nutrition se comporte comme un produit d'excrétion. La quantité de ce fer déposée augmente au fur et à mesure que les larves grandissent. Sur des coupes de nymphes, on voit que les cellules du corps jaune sont toujours bourrées de fer (fig. 19, Pl. II). Ce produit d'excrétion est donc rejeté pendant la nymphose, en même temps que l'intestin larvaire.

Glycogène et acide lactique.

L'étude de ces deux substances chez les larves de Gastrophiles présente un intérêt tout particulier par le fait que leur métabolisme est en relation avec l'adaptation de ces larves à une vie à respiration facultative aérobie ou anaérobie. Ces larves vivent dans le même milieu, estomac ou intestin, où vivent encore d'autres parasites, spécialement les Vers intestinaux : Téniiides ou Nématodes. Déjà KEMNITZ (1917) a établi un rapprochement au point de vue du métabolisme entre les larves de Gastrophiles et l'*Ascaris*. Le métabolisme anaérobie de ce dernier parasite a été bien étudié par WEINLAND (1901-1904). Le phénomène ne paraît pas être isolé. WEINLAND (1906-1909) trouve que, chez des larves de Calliphorines, il y a des périodes alternatives d'oxybiose et d'anoxybiose. En ce qui concerne les données générales sur le métabolisme, surtout dans l'anaérobiose, les travaux de WARBOURG et de son école sur le métabolisme cellulaire nous ont fourni les meilleurs renseignements. Le seul travail spécial sur les échanges nutritifs chez la larve de Gastrophile est celui de KEMNITZ. Une analyse des observations

contenues dans ce travail sera faite à la fin de nos observations personnelles. D'ailleurs, dans ce travail, nous trouvons encore une analyse bibliographique des plus complètes, ce qui nous dispense de faire des répétitions.

Technique. — La plus grande partie des dosages du glycogène et de l'acide lactique a été exécutée au laboratoire de chimie et de bactériologie des abattoirs de Vaugirard. Une collaboration compétente et précieuse nous a été fournie par le Dr BLANCHARD, directeur de ce laboratoire. J'ajoute que les conclusions d'une partie des observations contenues dans ce chapitre ont déjà fait l'objet d'une note en collaboration avec lui.

Pour la préparation de l'extrait dans le dosage du glycogène, nous avons adopté la méthode de BIERRY et GRUZEWSKA (1912), et le dosage a été fait d'après la méthode classique de BERTRAND (1919). Pour l'acide lactique, la préparation de l'extrait a été faite d'après les indications de HANDORS et WESPHAL (1928) et le dosage par la méthode de DAWEMPORT et COTONIER (1927). Un seul point de cette dernière manipulation a été modifié. Étant donnée la richesse en matière protéique oxydable de l'extrait de corps des larves de Gastrophile, nous avons dû augmenter la concentration de la solution oxydante de permanganate de potassium.

OBSERVATIONS.

Analyse du glycogène au cours du développement.

A cause de la trop grande quantité de matériel que réclamait la technique de cette manipulation, il ne nous a pas été possible de faire le dosage du glycogène chez des jeunes larves au 1^{er} stade. Nos analyses commencent sur des larves à partir du 2^e stade; elles sont plus détaillées sur des larves au 3^e stade; c'est d'ailleurs au cours de ces deux derniers stades qu'a lieu la période de croissance la plus importante. Voici, dans ce tableau, la quantité de glycogène chez des larves à différents stades :

NOMBRE des larves.	ESPÈCES.	STADE.	POIDS vivant.	GLYCOGÈNE total.	GLYCOGÈNE pour 1 gr. de poids vivant.
			Gr.	Gr.	Gr.
25	<i>G. nasal.</i>	II/1	0,620	0,018	0,029
15	<i>G. hœm.</i>	III/1	1,315	0,042	0,031
15	—	—	1,675	0,051	0,030
11	—	III/2	2,475	0,114	0,046
15	<i>G. intest.</i>	III/3	6,150	0,515	0,082
10	<i>G. inermis.</i>	III/4	2,070	0,185	0,089
12	<i>G. intest.</i>	III/5	5,570	0,512	0,090
14	<i>G. nasal.</i>	III/1	5.000	0,475	0,094

Dosage du glycogène au cours du développement.

Le graphique (courbe n° 4) établi d'après les chiffres du tableau précédent montre l'augmentation de la quantité du glycogène au cours de la croissance des larves.

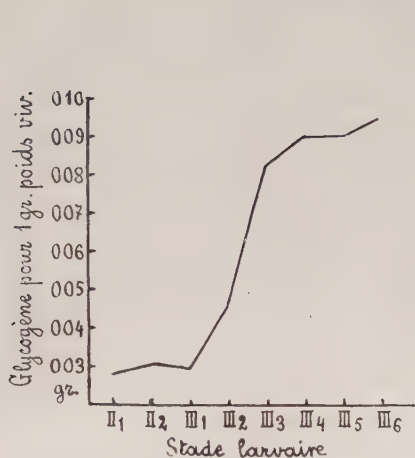
Analyse de l'acide lactique pendant le développement.

Les dosages commencent également avec des larves à partir du 2^e stade, tandis que, pour le glycogène, nous avons pu faire des dosages sur des lots de larves appartenant à plusieurs espèces; ici tous les extraits ont été faits sur des larves d'une seule espèce *G. intestinalis* :

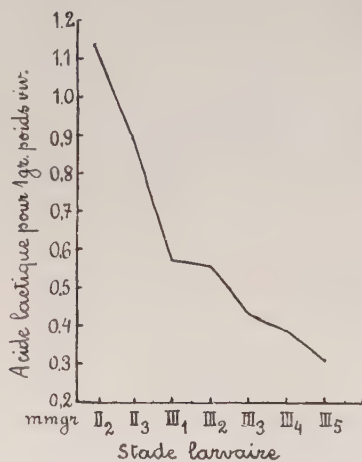
NOMBRE des larves.	STADE.	POIDS VIVANT.	ACIDE LACTIQUE total.	ACIDE LACTIQUE pour 1 gr. poids vivant.
		gr.	Mmgr.	Mmgr.
81	II/2	1,280	1,4625	1,14
52	II/3	2,980	1,4850	0,89
29	III/1	4,725	2,7225	0,57
36	III/2	5,750	3,2200	0,56
10	III/3	4,365	1,9575	0,44
10	III/4	5,405	2,1375	0,39
8	III/5	4,400	1,4075	0,31

Dosage de l'acide lactique au cours du développement.

Le graphique de l'acide lactique montre une courbe presque inverse de celle du glycogène (courbe n° 5).



Courbe n° 4. — Glycogène
au cours du développement larvaire.



Courbe n° 5. — Acide lactique
au cours du développement larvaire.

Le glycogène et l'acide lactique pendant l'anaérobiose et l'inanition.

Nous rappelons qu'au chapitre de la respiration nous avons donné des chiffres qui montrent pour ces larves la possibilité de vivre longtemps sans prendre de nourriture et complètement privées d'oxygène libre ou dissous. Des larves de diverses espèces, au 3^e stade notamment, de *G. pecorum* et *G. intestinalis* immergées dans de l'huile de vaseline arrivent à résister pendant dix-sept jours et dans certaines conditions jusqu'à vingt-cinq jours. Or, pendant ce temps, les échanges respiratoires, quoique ralentis, se continuent ; en même temps s'établissent des échanges nutritifs. La vie doit être assurée par une consommation des substances de réserve avec une respiration moléculaire ou fermentative, l'oxygène nécessaire étant fourni par le dédoublement de certaines substances mises en réserve, particulièrement par le glycogène.

Le dosage du glycogène a été fait sur des lots de larves de différentes espèces et à des stades différents, de sorte que nous avons été obligés d'établir plusieurs graphiques. Pour l'acide lactique, le dosage a été fait sur des larves au troisième stade appartenant toutes à une seule espèce.

Pour l'un et pour l'autre dosage, les larves groupées par lots ont été gardées immergées dans l'huile de vaseline et à la température de 37°-38°. Les dosages ont été faits à différents intervalles. Nous ajoutons, à la fin des deux tableaux, les graphiques correspondants (courbes nos 6 et 7).

NOMBRE des larves.	ESPÈCE.	STADE.	POIDS vivant.	DURÉE d'inanition et aérobiose	GLYCOGÈNE total.	GLYCOGÈNE pour 1 gr. poids vivant.
			Gr.	Jours.	Gr.	Gr.
7	<i>G. hæm.</i>	II/1-2	0,556	2	0,015	0,026
14	<i>G. nasal.</i>	III/3	4,650	4	0,402	0,086
10	<i>G. intest.</i>	—	4,070	6	0,325	0,079
8	—	—	3,770	8	0,312	0,082
7	—	—	3,390	10	0,268	0,076
4	—	—	1,905	14	0,130	0,020
4	—	—	1,450	14	0,032	0,022
8	—	—	2,990	17	0,058	0,019

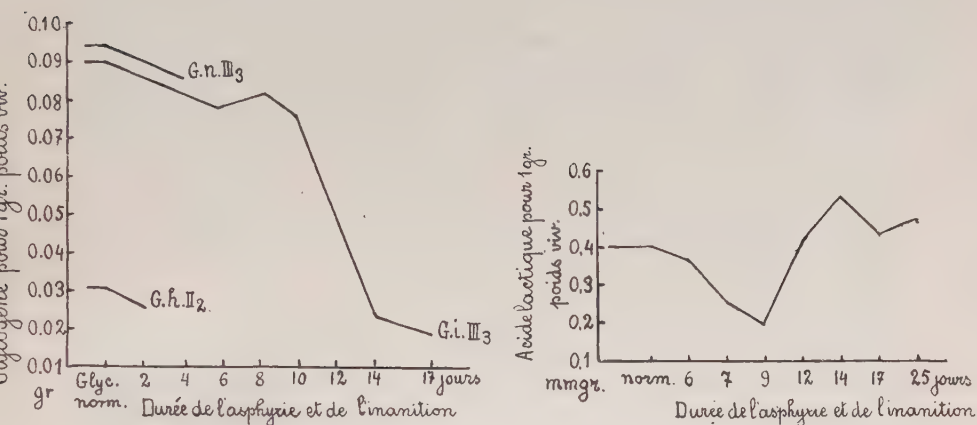
Dosage du glycogène pendant la respiration anaérobie et l'inanition.

NOMBRE des larves.	STADE.	POIDS vivant.	DURÉE de l'inanition et de l'anaérobiose.	ACIDE LACTIQUE total.	ACIDE LACTIQUE pour 1 gr. poids vivant.
		gr.	Jours.	Mmgr.	Mmgr.
II	III-3	3,528	6	1,3275	0,37
8	—	3,680	7	0,9450	0,25
13	—	4,230	9	0,8775	0,20
11	—	3,575	12	1,5075	0,41
9	—	3,549	14	1,9125	0,53
11	—	3,070	17	1,3500	0,43
8	—	1,695	25	0,7875	0,46

Dosage de l'acide lactique dans l'anaérobiose et l'inanition.

Les tableaux et les graphiques nous montrent que, pendant l'anaérobiose, il y a une diminution progressive du glycogène. L'acide lactique ne suit pas le même processus. Durant l'anaérobiose, la production d'acide lactique diminue pendant quelque temps et augmente ensuite à nouveau. Au cours d'un séjour très prolongé dans l'huile de vaseline, après dix-sept jours, la production d'acide lactique tombe

encore pour se maintenir à un taux assez élevé jusqu'à la mort des larves.



Courbes nos 6 et 7. — Glycogène et acide lactique pendant l'anaérobiose et l'inanition.

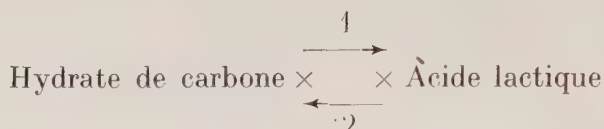
DISCUSSIONS.

Avant de faire l'interprétation des observations tirées de nos expériences, nous croyons utile de rappeler les données obtenues auparavant par divers auteurs. Nous allons tout d'abord décrire brièvement les principaux phénomènes qui ont lieu pendant l'anaérobiose et ensuite nous montrerons les faits établis observés sur les Gastrophiles.

Le glycogène et l'acide lactique dans le métabolisme cellulaire et l'anaérobiose.

Chez les organismes qui vivent en anaérobiose, il y a toujours un métabolisme de fermentation. Mais, chez des organismes qui vivent à la fois en anaérobiose et aérobie, il y a alors une association du métabolisme de fermentation et d'un métabolisme d'oxydation. On sait encore que, dans la respiration anaérobie, le métabolisme est caractérisé par le doublement du glycogène sous l'action d'un ferment. A la suite de cette glycolyse en anaérobiose, il résulte de l'acide lactique : $C^6H^{12}O = 2C^3H^6O^3$. Généralement, il apparaît une quantité d'acide carbonique extra CO^2 équivalant à la quantité d'acide lactique formé : 1 molécule $CO^2 = 1$ molécule acide

lactique, ce qui fait 1 millimètre cube $\text{CO}_2 = 0\text{mg},004$ acide lactique. Chez les organismes où il y a une association de métabolisme anaérobie et de métabolisme d'oxydation, on observe également, à la suite de la glycolyse, une production d'acide lactique, mais, par l'intervention de l'oxygène, une partie de cet acide lactique est reprise par l'organisme.



La première partie, [1] la scission, est celle qui se passe en anaérobiose; la deuxième partie, [2] la resynthèse correspond à une phase aérobie et pendant cette dernière phase une molécule d'oxygène consommée fait disparaître une à deux molécules d'acide lactique. Voilà ce que dit WARBOURG en parlant de ce phénomène au sujet de la respiration cellulaire des tissus cancéreux : « Lorsque nous apportons de l'oxygène à des cellules qui scindent du glucose en milieu anaérobie, si la scission est grande et la respiration petite, la respiration aura peu d'effet lors du passage aux conditions aérobie, et la majeure partie du métabolisme de scission subsistera en présence d'oxygène. Si la respiration est suffisante ou surtout si elle est trop grande par rapport à la vitesse de scission, le métabolisme de scission disparaîtra en présence d'oxygène. Un organisme chez lequel le phénomène se passe comme dans le premier cas est la levure de bière, où la respiration est petite par rapport à la vitesse de fermentation; pour cette raison, la fermentation du sucre marche à peu près aussi vite en milieu aérobie qu'en milieu anaérobie. »

Le métabolisme nutritif chez quelques animaux, particulièrement l'Ascaris et la larve de Gastrophile.

Nous commençons d'abord par exposer les faits établis par WEINLAND pour l'Ascaris et par KEMNITZ pour le Gastrophile. Ces deux auteurs remarquent que, dans l'anoxybiose, ces animaux perdent plus de glycogène que par oxybiose.

Après six heures dans l'anoxymbiose, il y a une quantité de 37 p. 100 de glycogène de moins que chez des animaux qui vivent en aérobiose. Les vers de terre, qui dédoublent le glycogène de la même manière que les *Ascaris*, contiennent environ 0,82 p. 100 de poids frais du glycogène, et ils perdent par inanition, après trois à dix jours dans l'eau et à la température du laboratoire, environ 60 p. 100 de leur poids vivant. La perte du glycogène pendant cette période est de 0^{gr},08.

Les Gastrophiles et l'*Ascaris* perdent 0^{gr},07 de glycogène pour 100 grammes de poids frais dans le même intervalle de vie dans une atmosphère de H² et à 37° de température. KEMNITZ a dosé lui aussi le glycogène chez des larves qui ont séjourné pendant quatre-vingt-huit heures dans une atmosphère de H²; il donne les chiffres suivants :

Pour 100 larves (43 ^{gr} ,32)	poids viv.	3 ^{gr} ,609	glycogène avant.
(41 ^{gr} ,60)	—	2 ^{gr} ,216	— après.
		1 ^{gr} ,393	

ce qui fait qu'il y a 38,6 p. 100 de perte de glycogène pendant ce temps. A cette perte de 1^{gr},39 de glycogène correspond 1^{gr},53 de dextrose respectif à 0^{gr},41 CO². Après le dédoublement du glycogène par anoxymbiose, il résulte du CO², des acides gras ordinaires et de l'eau.

Les acides gras sont neutralisés et déposés dans l'organisme pour être employés plus tard. Chez les Gastrophiles, le CO² ne dérive jamais du dédoublement des graisses.

KEMNITZ étudie encore le métabolisme des graisses et des substances albuminoïdes, et il voit que le glycogène est constitué, d'une part, par les hydrates de carbone contenus dans le sang et, d'autre part, qu'il se forme aux dépens des produits de l'oxydation des albuminoïdes. Les matières protéiques ou les produits albuminoïdes passent de l'intestin dans le sang, où elles s'oxydent avec l'oxygène de l'hémoglobine par l'intermédiaire d'une oxydase ou peroxydase. De cette oxydation, résultent les hydrates de carbone, aux dépens desquels se formera en partie le glycogène. KEMNITZ ajoute que le glycogène est particulièrement accumulé dans les cellules de l'organe rouge, et il constitue le quart du poids sec de

cet organe. En même temps, les cellules trachéales contiennent une grande proportion d'hémoglobine. L'action auto-réductrice de cette hémoglobine est provoquée par les hydrates de carbone : les dextroses qui dérivent du glycogène. KEMNITZ conclut que la formation du glyco-gène se fait par oxybiose et son dédoublement par l'anoxybiose.

CONCLUSIONS DE NOS EXPÉRIENCES.

1. Le dosage du glycogène nous montre que la quantité qu'on trouve dans le corps des larves augmente au cours du développement et au cours de la croissance. Au 2^e stade, quand les larves commencent à stabiliser leur séjour dans le tube digestif de l'hôte, la quantité est d'environ 3 grammes p. 100 de poids frais ; cette proportion se rapproche de celle que l'on trouve chez des larves de Papillons, 4 grammes p. 100 (COURTOIS-DRILHON, 1931). Les larves passées au 3^e stade, la quantité augmente et atteint la proportion de 7 à 9 grammes p. 100. Arrivées à un certain état de croissance, la quantité de glycogène persiste entre 9 et 10 grammes p. 100 jusqu'à la nymphose. C'est pendant cet état qui comprend la plus longue durée de la vie larvaire que la proportion du glycogène se maintient à un degré élevé. Cette période correspond d'ailleurs à la phase de métabolisme ralenti, où la vie aérobie est remplacée par de longs intervalles de vie anaérobie.

2. Le dosage de l'acide lactique pendant le développement nous montre des proportions inverses ; sa quantité diminue au fur et à mesure que les larves sont plus âgées : de presque 0^{gr},114 p. 100 au 2^e stade, elle descend jusqu'à 0^{gr},03 ou 0^{gr},04 p. 100 au 3^e stade. La proportion élevée de l'acide lactique au 2^e stade correspond à un métabolisme respiratoire plus intense. Au 3^e stade, la proportion d'acide lactique moins élevée l'est néanmoins assez pour le métabolisme très peu intense durant ce stade. L'origine de l'acide lactique est, comme nous le savons, dans la respiration intracellulaire ou la respiration anaérobie ; cet acide provient

du dédoublement des sucres (du glycogène) contenus dans les cellules des divers organes.

3. Chez les larves de *Gastrophiles*, on voit qu'il n'y a pas de relation entre la quantité du glycogène et de l'acide lactique, parce que le glycogène ne se dédouble pas intégralement. Une partie du glycogène constitue toujours une réserve qui n'est utilisée qu'en partie pendant les phases strictement anaérobies. D'autre part, une grande quantité du glycogène mis en dépôt sera utilisée pendant la nymphose, pour la formation des graisses.

4. Les expériences faites avec des larves en inanition et vivant en stricte anaérobiose nous montrent que la quantité du glycogène diminue en proportion avec la durée de l'expérience. Plus les larves vivent en anaérobiose, plus la consommation du glycogène est grande. Durant les premiers jours, il y a un métabolisme normal aux dépens des substances quise trouvent encore dans l'intestin, et, celles-ci une fois épuisées, c'est le glycogène en réserve qui doit être utilisé. La durée d'inanition se prolongeant au delà, il doit y avoir un métabolisme nutritif aux dépens des propres tissus de la larve. Quelque temps après le début des expériences, il y a encore dans les trachées des larves une certaine quantité d'oxygène. Mais, plus tard, celui-ci étant épuisé, les larves plongées dans l'huile de vaseline n'ont aucun moyen pour absorber l'oxygène de l'atmosphère; il y a alors une respiration anaérobie, un dédoublement du glycogène et une production d'acide lactique.

5. Le dosage de l'acide lactique nous montre que, pendant les premiers neuf jours de séjour dans un milieu anaérobie, la quantité de cette substance diminue, mais qu'au delà de cette limite la quantité augmente. L'acide lactique augmente justement à partir du moment où toute digestion intestinale n'existe plus et où il ne doit y avoir dans les trachées aucune réserve d'air atmosphérique. A ce moment-là, le métabolisme s'accomplit aux dépens des éléments de réserve: hydrate de carbone et matières protéiques, la respiration et les échanges nutritifs certainement ralentis ont lieu dans un milieu strictement anaérobie.

6. A l'intérieur de l'hôte, il doit se passer des phénomènes analogues ; ainsi les larves jeunes grossissent rapidement, la durée du 2^e stade est courte et les larves au 3^e stade sont obligées d'attendre longtemps comme parasites jusqu'à la saison où elles sortiront au dehors pour passer la nymphose. Les larves ne grossissent qu'au commencement du 3^e stade et restent la plupart du temps près de la limite de leur croissance ; c'est une sorte de période d'attente. Les larves suppriment toute dépense d'énergie pour des actions de déplacement ; elles vivent fixées à la paroi digestive en complète immobilité. Nous avons vu dans nos expériences que les larves mises dans l'huile de vaseline commencent par s'immobiliser. Pendant cette période d'attente, le métabolisme est moins intense et, le milieu étant pauvre ou complètement dépourvu d'air atmosphérique, les échanges respiratoires diminuant d'intensité s'accomplissent plutôt par anaérobie ou par des périodes alternantes aérobie et anaérobie. Les larves qui vivent dans des tumeurs présentent une adaptation plus étendue à la vie anaérobie.

TROISIÈME PARTIE

CYCLE ÉVOLUTIF

Tous les Œstrides sont des insectes qui ont été toujours mieux connus à l'état larvaire qu'à l'état adulte. Les larves parasitent un grand nombre d'individus d'espèces différentes, des Mammifères herbivores. D'autre part, ces Œstrides sont très nombreux et très répandus. Mais, si l'on a plus ou moins étudié la vie larvaire, les adultes, au contraire, ne le sont qu'insuffisamment, et quelques espèces sont même inconnues. Nous avons déjà signalé que, dans le groupe des Gastrophiles, on ne connaît pas encore la forme adulte de *G. ter-nicinctus* et de *G. meridionalis*. Pour l'espèce *G. inermis*, dont les larves parasitent très fréquemment les Chevaux, il y a une description de l'adulte faite par BRAUER en 1858; depuis cette date, personne n'a pu retrouver cet insecte. Les quelques observations qui ont été faites sur les adultes ne l'étaient pas sur des individus capturés, mais le plus souvent sur des individus sortis des élevages de larves. Les adultes sont difficiles à observer en nature à cause de la faible durée de leur vie. Chez tous les Œstrides, l'adulte ne se nourrit pas et ne vit que pour assurer la reproduction de l'espèce. Les éléments sexuels sont complètement développés à l'éclosion, et les adultes cherchent à s'accoupler dès leur apparition. Les femelles ne survivent que le temps nécessaire pour pondre les œufs. Leur évolution étant strictement liée aux hôtes qu'ils parasitent, les adultes se trouveront toujours là où il y a des animaux herbivores parasités. Les Gastrophiles adultes apparaissent dans l'Europe dès le début de l'été; ils sont fréquents à la campagne, le plus souvent autour des troupeaux ou près des écuries de Chevaux.

BIOLOGIE DE L'ADULTE

Les premiers renseignements concernant la vie de l'adulte chez les différents Œstrides ont été donnés par BRAUER (1858-1873). Dans son importante étude monographique, nous trouvons beaucoup d'observations, même sur les Gastrophiles adultes.

Quelques détails sur l'Œstre adulte (*Gastrophilus intestinalis*) ont été observés par COLIN (1862). Plus tard PARKER (1916) observe des individus femelles de *G. hæmorrhoidalis*, en train de pondre; CAMERUN et HADWEN (1918) ont ajouté des détails sur la ponte d'autres espèces de Gastrophiles.

Observations sur le vol et la durée de vie.

Pendant un séjour que nous avons fait en Bessarabie (région de l'ouest de la Roumanie), nous avons eu souvent l'occasion d'observer des Gastrophiles adultes, ce qui nous a permis de faire plusieurs observations sur les conditions de vie des adultes et sur le phénomène de la ponte. En même temps, nous avons capturé un certain nombre d'individus pour l'étude de la morphologie de ces insectes. D'autre part, nous avons pu observer des individus sortant des élevages au laboratoire. Dans un tableau au chapitre de la morphologie de l'adulte (p. 13), nous avons donné le nombre des individus adultes de différentes espèces que nous avons pu avoir par capture ou par élevage.

Les Gastrophiles que nous avons vus fréquemment voler autour des Chevaux étaient le *G. intestinalis* et *G. hæmorrhoidalis*; très rarement nous avons observé des adultes de *G. nasalis* ou *G. pecorum*. Nous n'avons jamais vu en liberté des *G. inermis*. L'apparition des adultes de ces espèces commençait, dans cette région, au début du mois de juin et durerait jusqu'au début du mois de novembre. En général, les adultes ne volent pas par les jours de froid ou de vent. Ce sont les femelles qui volent autour des animaux, sur le pelage desquels elles cherchent à déposer leurs œufs. Elles pour-

suivent même des Chevaux attelés sur de grandes distances telles que 20 à 30 kilomètres. Les animaux ne s'aperçoivent de leur présence que seulement lorsque l'insecte s'approche de certaines régions de leur corps. Leur vol est très vif, et le battement des ailes ne fait aucun bruit. Des individus enfermés dans des bocaux font avec leurs ailes un bruit assez prononcé. Des individus de sexes différents mis en captivité peuvent s'accoupler. Quelques essais pour faire pondre des femelles fécondées sur des petits animaux tels que des souris n'ont pas réussi. Quant à la durée de vie des adultes, nous avons vu que ces insectes vivent au maximum trois jours.

La ponte et les œufs.

Les Gastrophiles déposent les œufs, suivant l'espèce, sur les poils des différentes parties du corps des animaux. Pour la plupart des espèces, les femelles ne se posent pas pour pondre leurs œufs. Elles s'approchent simplement des animaux en volant et, sans s'attacher avec leurs pattes, elles enfonce leur oviscapte dans le pelage. Les œufs sont collés sur les poils, chaque œuf présentant un appareil chitineux spécial d'adhésion.

Si les régions de ponte de certaines espèces (*G. intestinalis*, *G. hæmorrhoidalis* et *G. nasalis*) étaient connues, on ne possédait que très peu de détails sur la ponte de *G. inermis* et *G. pecorum*. Nos recherches à ce sujet ont déjà fait l'objet de plusieurs publications. Pour nous résumer, il est établi que les *G. hæmorrhoidalis* pondent leurs œufs sur les lèvres *G. nasalis*, dans l'espace compris entre les branches des mâchoires inférieures, *G. inermis* sur les parties latérales de la face, *G. intestinalis* sur les jambes, la poitrine et les parties latérales de l'abdomen et *G. pecorum* sur les sabots et des objets étrangers environnants.

Il y a une relation étroite entre la forme de l'oviscapte des femelles, le nombre des œufs pondus et la région où sont déposés les œufs. Les femelles de *G. pecorum* qui pondent les œufs sur des surfaces planes ont un oviscapte très peu déve-

loppé. Celles qui collent les œufs sur les poils de l'hôte ont, au contraire, des oviscaptes très allongés. Parmi ces espèces, il y en a quelques-unes qui déposent les œufs vers la base des poils, *G. nasalis* et *G. inermis*; ces dernières ont leur *ovipositor* très allongé. Le nombre des œufs varie d'une espèce à l'autre.

<i>G. hæmorrhoidalis</i>	160— 186— 200
<i>G. inermis</i>	328— 342— 357
<i>G. nasalis</i>	480— 492— 510
<i>G. intestinalis</i>	1 006—1 015—1 046
<i>G. pecorum</i>	1 334—2 343 —2 560

Cette différence de nombre des œufs chez les diverses espèces est en relation avec la région où ils sont déposés. D'autre part, on sait que les larves primaires qui éclosent de ces œufs pénètrent dans l'intestin de l'hôte par la bouche. Or, plus les œufs sont déposés loin de cette porte de pénétration, plus ils sont exposés au risque de périr. Pour obvier à ce danger, il y a une augmentation du nombre des œufs; les espèces comme *G. hæmorrhoidalis* et *G. inermis* qui pondent les œufs autour de la bouche ou sur certaines régions de la tête pondent un nombre d'œufs plus réduit. Ainsi *Gastrophilus intestinalis*, qui dépose ses œufs sur certaines régions du corps ou des membres, pond une quantité moyenne, tandis que *G. pecorum*, qui dépose ses œufs sur des objets quelquefois éloignés de l'hôte, en pond en grande quantité. Les œufs de Gastrophiles sont disposés sur les poils de l'hôte, soit un par un et isolés (*G. hæmorrhoidalis* et *G. inermis*), soit en une série linéaire de deux ou trois œufs sur le même poil. Les œufs de *G. pecorum* sont collés par leur extrémité postérieure sur des surfaces planes (fig. 39), et ils sont habituellement fixés en petits amas, de quatre à cinq œufs. Nous allons décrire ici les caractères des œufs de deux espèces de Gastrophiles.

Œuf de « *G. inermis* » (fig. 38, d). — Couleur blanche, jaunâtre; comme dimension, c'est l'œuf le plus petit des Gastrophiles connus; longueur 400 μ et largeur environ 100 μ . Il a la forme ovoïde allongée et un peu aplatie sur le côté. L'opercule coupe la coque en biseau à une extrémité. A l'extrémité opposée, l'œuf a une forme conique. Il est fixé sur le poil par un manchon étendu sur presque toute la longueur de l'œuf. A l'exté-

rieur, la coque est striée transversalement, et chaque strie semble constituée par une crête finement lenticulée, qui contourne la coque de l'œuf.

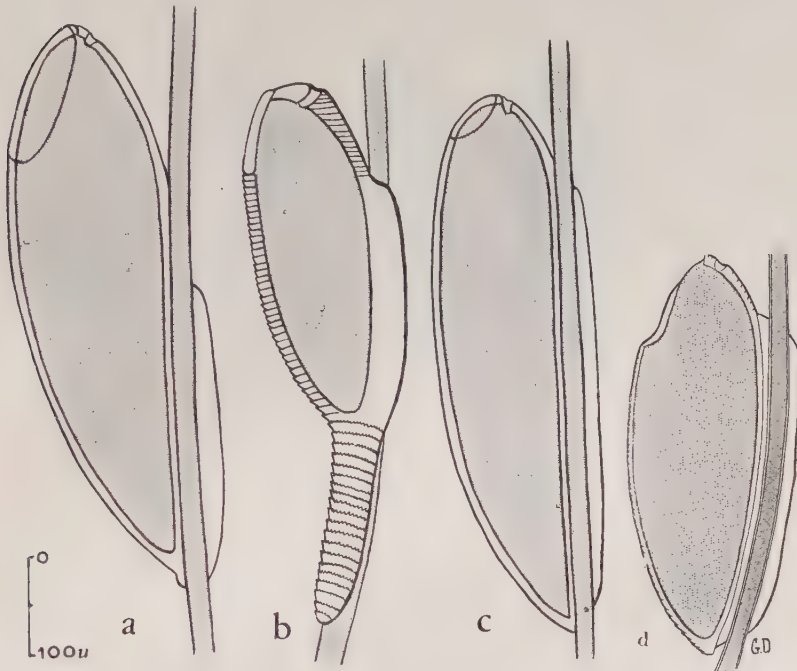


Fig. 38. — Œufs de Gastrophiles. — a, *G. intestinalis* ; b, *G. hæmorrhoidalis* ; c, *G. nasalis* ; d, *G. inermis*.

Ces crêtes sont d'autant plus proéminentes qu'elles se rapprochent de l'extrémité conique. A l'extrémité operculée, vers le côté supérieur, la paroi présente un trou pour la pénétration de l'air à l'intérieur.

Œuf de « *G. pecorum* » (fig. 39, a, b, c). — Couleur noir brillant, forme allongée, faiblement elliptique et légèrement aplatie latéralement. L'œuf est pointu à une extrémité ; il est tronqué et operculé à l'extrémité opposée.

Dimensions : longueur 860 μ , largeur au niveau de l'opercule 260 μ de face et 220 μ de côté. Le diamètre du renflement glutineux varie de 120 à 150 μ . L'œuf est prolongé par un petit amas globuleux de substance glutineuse. Cet appendice fibro-glutineux s'étale en éventail sur l'objet où l'œuf est fixé. Quand les œufs sont disposés par groupes, les masses glutineuses sont implantées obliquement et convergent plus ou moins par leur extrémité inférieure. L'œuf de cette espèce a une forte ressemblance avec l'œuf d'un autre Œstride *Gyrostigma pavesii*, qui est fixé sur la surface glabre de la peau du corps des Rhinocéros. L'appareil de fixation de cet œuf présente la même disposition (RHODAIN et BEQUAERT, 1919). En ce qui concerne les œufs des autres Gastrophiles,

leur morphologie étant bien connue, nous n'insisterons pas davantage à la décrire. La figure 38 montre suffisamment les caractères qui différencient ces œufs de ceux des deux espèces décrites plus haut.

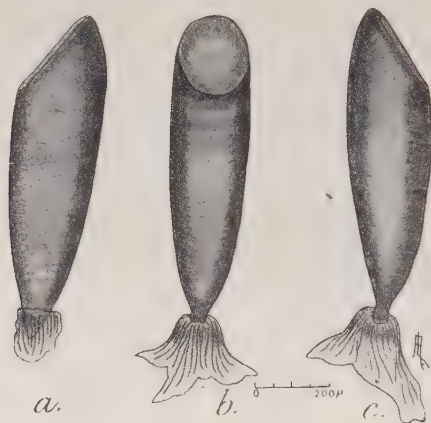


Fig. 39. — Œufs *G. pecorum*. — a, œuf extrait de l'utérus d'une femelle de *G. pecorum* ; b, œuf pondu vu de face ; c, le même vu de profil.

INCUBATION ET ÉCLOSION DES LARVES PRIMAIRES.

C'est à partir du moment de la ponte que, dans l'œuf, commence à se développer l'embryon. Au bout de cinq à six jours, l'embryon est complètement évolué, et la petite larve, bien développée à l'intérieur de la coque, est facile à voir par transparence. Si on met l'œuf dans un milieu liquide, de l'eau par exemple, entre lame et lamelle, on voit avec un faible grossissement que la larve remplit la coque, ne laissant qu'un petit espace d'un côté, le long de la paroi, espace qui est rempli d'air (fig. 64 et 65, Pl. VII). A l'intérieur, la larve vivante présente de légers mouvements de contraction ou de dilatation. Sur le corps de l'hôte où sont déposés les œufs, il y a une certaine température entre 28° et 30° ; cette température n'est pas indispensable pour le développement de l'embryon. Nous avons recueilli des œufs quelques moments après la ponte, et nous les avons laissés à la température 18°-20° ; après cinq jours, les larves étaient prêtes à éclore.

Parmi les différentes espèces de Gastrophiles que nous avons étudiées, l'éclosion ne se fait pas de la même

manière. Il y a des espèces où les larves éclosent spontanément et d'autres chez lesquelles les larves attendent l'intervention de facteurs extérieurs ; à l'intérieur de la coque des œufs, notamment, on a remarqué que les œufs de *G. intestinalis* ne se désoperculent pas et qu'à l'intérieur de la coque la petite larve peut attendre longtemps. Ainsi GUYOT (1901) a constaté que des larves vivaient pendant trois mois dans des œufs séparés du corps de l'hôte. ROUBAUD (1918) a vu des larves restant en vie durant plus d'un mois sans éclore ; également nous avons vu éclore des larves trois mois après la ponte. Ces faits prouvent que ces larves ont la propriété d'attendre un certain temps avant d'arriver dans le tractus digestif de l'hôte.

Facteurs déterminant l'éclosion des œufs de « *Gastrophilus intestinalis* ».

PORTSCHINSKI (1910) est le premier auteur qui, d'après les observations des vétérinaires russes, dit que les larves primaires ne sortent de la coque de l'œuf que sous l'influence du frottement exercé par le Cheval au moment où il se gratte avec le museau, et il ajoute qu'en grattant les œufs avec un objet mouillé d'eau on peut faire sortir quelquefois la larve de son œuf. ROUBAUD (1918) établit expérimentalement que l'éclosion de ces œufs ne peut se produire que sous une action mécanique externe. En frottant les œufs avec le museau d'un cobaye, ces petites larvules sortaient de leur coque.

Nos recherches personnelles se rapportent, d'une part, à l'observation de l'éclosion des œufs sur les Chevaux et, d'autre part, à la détermination expérimentale des conditions dans lesquelles se fait cette éclosion.

Observations sur des animaux parasités.

Deux Chevaux furent soigneusement épilés de tous les poils ayant des œufs de *G. intestinalis* déposés auparavant par des Œstres, et ils furent mis hors de l'écurie pendant

toute la journée, exposés ainsi au vol des Gastrophiles. Le soir, les Chevaux couverts d'œufs ont été reconduits dans l'écurie, où ils sont restés jusqu'à la fin de nos observations. Le jour suivant, nous avons réservé sur chaque animal deux espaces avec des œufs : un sur la face interne du genou de la patte gauche antérieure, l'autre sur le flanc droit. Tous les œufs déposés dans d'autres régions ont été enlevés. Après cinq jours, les œufs compris dans les espaces réservés contenaient des larves prêtes à éclore. A partir de ce jour, nous avons mis au Cheval n° 1 un pansement léger sur le genou pour recouvrir l'espace ayant les œufs. Le Cheval n° 2 fut attaché avec une corde, la tête légèrement en haut, de façon à ne pas avoir la possibilité d'atteindre avec la bouche les régions marquées. Les Chevaux étant observés chaque jour, nous avons remarqué les faits suivants :

Chez le Cheval n° 1, à partir du sixième jour après la ponte, les 26 œufs compris dans l'espace découvert (sur le flanc) commencent à éclore ; en treize jours, tous les œufs ont éclos. Dans le même temps, aucun œuf compris dans l'espace couvert par le pansement n'était éclos. Cette région étant alors laissée découverte, les 14 œufs de cet espace commencent, les jours suivants, à se désoperculer.

Le Cheval n° 2 a été maintenu attaché à la corde pendant dix-huit jours. Dans ce laps de temps, aucun œuf des deux espaces réservés (17 œufs sur la patte et 10 œufs sur le flanc) n'était éclos. A partir de ce moment, la corde étant relâchée, les œufs commencèrent à se désoperculer aussi rapidement que dans le cas précédent (1).

Ces deux cas observés montrent d'une façon précise que les œufs de *G. intestinalis* ne peuvent éclore que sous l'influence active du Cheval sur les poils duquel ils sont déposés (1).

Éclosions expérimentales.

Dans nos diverses manipulations avec les œufs de *G. intestinalis*, nous faisons sortir les larves en désoperculant les

(1) Ces observations ont été faites en 1927 dans la ville de Bolgrad, en Roumanie, et les Chevaux ont été mis en observation le 19 septembre. C'est dans ce mois que les Gastrophiles sont les plus nombreux dans cette région.

œufs avec une baguette ou une aiguille. Mais nous avons souvent observé que les œufs ne se désoperculent pas facilement sous cette action mécanique. Quelquefois nous avons dû déchirer la coque de l'œuf afin de libérer la larve. Nous nous sommes mis alors à chercher expérimentalement les facteurs qui déterminent l'éclosion normale des œufs.

Action mécanique. — Sur un Cheval qui venait d'être abattu à la suite d'un accident et qui présentait sur ses poils de nombreux œufs, nous avons détaché un morceau de peau de la région du genou. Les œufs désoperculés furent enlevés; il nous restait sur cette pièce 86 œufs de *G. intestinalis*. Le morceau de peau fut gardé à 28° pendant 16 jours, et pendant ce temps aucun œuf n'a éclos. Nous avons alors passé plusieurs fois le doigt entre les poils ayant des œufs, et 11 larves primaires s'échappèrent de leur coque. L'opération étant répétée, aucun œuf n'a plus réagi à cette action, quoique contenant des larves vivantes.

Action de l'humidité. — Un lot d'œufs provenant d'un matériel recueilli en Roumanie au moins trois mois auparavant et gardé à l'étuve à 25° a été mis dans de l'eau ordinaire. Une même quantité d'œufs a été mise dans l'eau physiologique. Dans ces milieux liquides, nous avons observé un pourcentage d'éclosions de 4 à 5 p. 100 des œufs. Ayant à notre disposition une grande quantité d'œufs, nous avons eu la possibilité de faire des lots d'au moins 50 œufs et même de répéter les expériences.

Action thermique. — Nous avons soumis un autre lot d'œufs à l'action d'une baguette légèrement chauffée. Sous ces deux actions, thermique et mécanique, la proportion d'éclosions augmenta de 10 p. 100. Enfin plusieurs lots d'œufs ont été mis soit dans l'eau, soit dans de la salive légèrement chauffée (à une température voisine de celle du corps). Dans ces conditions, tous les œufs vivants éclosent en quelques secondes.

D'autre part, les larves sorties de leurs œufs sous les différentes actions isolées ne se comportent pas toutes de la même manière. Les larves qui sortent de l'œuf sous une action mé-

canique sans la contribution de l'humidité ne peuvent s'échapper complètement de leur enveloppe et, après quelques mouvements très réduits, meurent en peu de minutes, tandis que les larves sorties sous l'action de la chaleur et de l'humidité s'échappent complètement, se meuvent très rapidement et peuvent vivre quelques heures dans le liquide légèrement chauffé (entre 36° et 38°).

Discussion. — On peut conclure de ces observations que, pour éclore, les larves de *G. intestinalis* ont besoin de l'intervention de l'hôte, qui agit, d'une part, par une action mécanique représentée par le frottement avec les lèvres ou les dents et, d'autre part, par la chaleur et l'humidité de la salive qui, chez le Cheval, humecte toujours les lèvres, surtout pendant les repas. Ces deux dernières conditions sont particulièrement utiles pour que les larves puissent vivre jusqu'à leur inoculation dans la muqueuse de la bouche.

Éclosion des larves chez d'autres espèces de Gastrophiles

G. hæmorrhoidalis. — Nous avons vu que les œufs de cette espèce sont pondus tout autour de la bouche, sur les poils des lèvres; les larves trouvent sur place tous les facteurs leur donnant la possibilité d'infester l'hôte, en même temps que d'assurer leurs meilleures conditions de vie. Elles ont ici la chaleur et surtout le liquide salivaire; les deux principaux facteurs qui facilitent leur court déplacement avant de pénétrer dans la muqueuse buccale. Les larves n'ont pas besoin d'attendre certains autres facteurs, et l'éclosion doit se faire spontanément. D'ailleurs, la conformation extérieure des jeunes larves primaires montre que les larves ne peuvent pas se déplacer.

G. nasalis. — Pour cette espèce, CAMERUN et HADWEN (1918) ont observé que 51 p. 100 des œufs se désoperculent sans influence mécanique extérieure. Nous-mêmes nous avons vu des larves éclore spontanément: Les œufs sont déposés dans la région de l'auge, donc pas très loin de la bouche, et les œufs sont fixés vers la base des poils. Chaque œuf est attaché sur toute la longueur de sa coque et prend une direction

parallèle à la direction du poil, de sorte que la larve à l'éclosion soit retenue dans le pelage.

Des larves écloses mises sur une lame de verre se meuvent rapidement et peuvent parcourir de longues distances en peu de temps. Leur corps est plus grêle et pourvu à sa surface de longs poils (fig. 9,c), ce qui permet cette facilité de mouvement. Dans des raclages faits autour des commissures des lèvres chez les Chevaux infestés, nous avons souvent trouvé des larves de cette espèce.

G. inermis. — Cette espèce pond sur la face du Cheval, et ses œufs sont toujours attachés vers la base des poils. Dans un lot de 163 œufs recueillis sur un Cheval au mois d'août 1929, 2 œufs seulement n'étaient pas désoperculés; sur le même Cheval, nous avons recueilli en même temps 317 œufs de *G. intestinalis*, dont plus de deux tiers étaient encore operculés. Ces deux cas montrent que, pour la première espèce, les larves éclosent sans attendre les facteurs extérieurs. Les jeunes larves de cette espèce ont une conformation qui se rapproche de celle de *G. intestinalis*, moins agile, donc avec des possibilités plus réduites de déplacement. Nous allons voir plus loin que ces larves, avant d'arriver dans la bouche de l'hôte, s'abritent dans des galeries creusées sous la peau de la face.

G. pecorum. — Le fait que ces œufs peuvent être déposés loin de la bouche de l'hôte et même sur des objets étrangers prouve que l'éclosion doit se faire dans des conditions qui se rapprochent de celles de *G. intestinalis*. Ces œufs pondus et ainsi dispersés ne peuvent pas éclore spontanément sans être exposés à périr. Le grand nombre d'œufs que peut pondre une femelle est justement un préventif de ces risques auxquels sont exposées les jeunes larves à la sortie des œufs.

Auto-inoculation des larves primaires.

Les détails les plus importants qui ont été donnés sur les premières phases de la vie des larves après l'éclosion sont ceux de ROUBAUD (1918) et HOBMEYER (1928). Le premier a constaté expérimentalement que des larves de *G. in-*

testinalis sorties des œufs et mises sur la muqueuse de la bouche du cobaye s'enfoncent entièrement dans la sous-muqueuse et peuvent vivre un certain temps en augmentant de volume. Les deux auteurs trouvent des larves primaires de *G. pecorum* dans des plaies de la muqueuse de la bouche du Cheval.

*Observations sur l'évolution des larves au 1^{er} stade
de « G. inermis ».*

Ces observations ont été faites sur des Chevaux infestés de ce parasite et présentant encore des lésions de *Myiase gastro-philienne*, maladie causée par les jeunes larves de cette espèce (DINULESCU, 1929).

Comme nous l'avons dit plus haut, la femelle de *G. inermis* pond les œufs sur les poils de la face du Cheval ; ces œufs sont collés vers la racine du poil et semblent ainsi cachés dans les poils. Comme l'œuf est fixé au poil par toute sa longueur, cette position semble favorable aux petites larves pour rester entre les poils. Les larves, dès qu'elles sont sorties de la coque, se dirigent en bas sur les joues, vers la bouche du Cheval. Pour trouver les petites larves sur la face du Cheval et pour préciser le chemin des larves, nous avons fait différents raclages au long des lésions du côté gauche de la tête, toujours en descendant de la région épilée jusqu'en bas des lésions vers la commissure des lèvres. Nous avons fait ainsi une série de sept raclages, que nous avons mis séparément en sept boîtes de Pétri. En mélangeant bien le raclage avec de l'eau, nous avons vu les larves tomber au fond des boîtes. Nous avons trouvé les chiffres suivants : dans le raclage pris avant la limite de la région épilée : 3 larves ; dans deux raclages de la région couverte de croûtes : 2 et 1 larve ; dans trois raclages de la région parcheminée des sillons et des crevasses : 10-7-13 larves ; dans un raclage fait dans le pli de la commissure des lèvres : 2 larves. Étalant sous le binoculaire toute la paroi latérale de la bouche et examinant de la commissure des lèvres vers l'intérieur, nous avons recueilli du fond des divers sillons : 4 larves. Puis, nous avons vu par transparence de la

muqueuse encore 11 larves plongées dans les galeries creusées dans le tissu de la muqueuse. Toutes les larves récoltées, au nombre de 74, appartenaient à l'espèce *G. inermis*; les larves plongées dans les tissus de la muqueuse étaient orientées parallèlement à la surface de la muqueuse vers le fond de la bouche et quelquefois 2 ou 3 alignées une après l'autre. La grosseur des larves n'était pas partout égale. Les larves venaient de grossir à mesure qu'elles étaient plus loin à l'intérieur de la bouche. Une larve recueillie dans les sillons de la muqueuse de la bouche mesure à peu près deux fois plus qu'une autre recueillie loin de la bouche sous la région où étaient déposés les œufs. Deux larves au premier stade qui avaient doublé de dimensions présentaient sous leur cuticule l'ébauche du nouveau tégument du stade larvaire suivant.

*Observations sur le développement expérimental
des larves primaires de « G. intestinalis ».*

Pour suivre ce développement, nous avons fait avec ces larves des infestations massives sur des cobayes. Nous produisons l'éclosion des larves en versant sur les œufs de l'eau tiède et nous mettons ensuite avec une aiguille lancéolée les larves directement dans la bouche du cobaye. Les larves remuent quelque temps à la surface de la muqueuse, puis elles cherchent à s'enfoncer dans la muqueuse, soit de la langue, soit de la paroi buccale. Les larves s'enfoncent de préférence dans les tissus superficiels de la langue. Dans peu de temps complètement submergées, elles continuent à creuser les tissus pour se tracer un chemin dirigé toujours vers le fond de la bouche. Si les larves sont nombreuses, les sillons qu'elles creusent confluent, et il se produit alors de véritables plaies. Quelques dizaines de larves, vingt-quatre heures après leur inoculation, arrivent à faire détacher une grande partie de la muqueuse de la partie antérieure de la langue d'un Cobaye. Les tissus perforés étant en partie transparents, on peut suivre les larves dans leur progression vers le fond de la bouche. Les larves augmentent de volume et, après quinze jours depuis l'éclosion, elles prennent une

coloration rosâtre, produite par l'hémoglobine du sang ingéré. A ce stade, une larve broyée et regardée entre lame et lamelle avec le microspectroscope donne le spectre net de l'hémoglobine. Les larves se nourrissent donc du sang dès leur premier stade. Elles ont d'ailleurs une armature céphalo-pharyngienne adaptée spécialement, d'une part à creuser les tissus et, d'autre part, à percer les capillaires pour puiser le sang. Les deux pièces avec lesquelles les larves coupent les tissus prennent un développement plus grand chez la larve de *G. inermis* (fig. 10, b), C'est grâce à ces deux pièces céphaliques que cette larve est capable de creuser la peau de la face du Cheval. Les larves des autres espèces de Gastrophiles, particulièrement celles de *G. intestinalis* et *G. hæmorrhoidalis*, peuvent percer la muqueuse buccale, mais elles sont moins capables de percer la peau. Nous avons essayé d'infester des Chiens par la peau, avec des larves de *G. intestinalis*: des larves mises sur la peau des régions glabres de l'abdomen n'ont pas pu percer la peau. Chez des Cobayes, quelques larves ont réussi à se plonger dans les couches superficielles épidermiques. Mais elles n'ont pas pu se tracer de longs chemins, et les larves ont péri dans très peu de temps.

Les sillons que les larves creusent le long de la muqueuse buccale ont une direction sinueuse; l'ensemble des sillons qui sont sur la langue prennent une disposition spéciale. Ces sillons commencent au bout antérieur de la langue et se dirigent en divergeant sur ces bords latéraux. Tout le long des sillons, on voit de petites perforations, et la partie postérieure stigmatique de la larve émergeant le plus souvent par ces trous (fig. 40).

En général, les larves primaires de différentes espèces ne s'inoculent pas indifféremment dans les différentes régions de la surface de la cavité buccale. Ainsi les larves de *G. intestinalis* et *G. hæmorrhoidalis* s'inoculent de préférence dans la muqueuse de la langue, tandis que celles de *G. inermis* et *G. nasalis* le font dans la muqueuse des parois. Les larves arrivent dans leur progression au fond de la bouche du Cobaye. Elles ont fortement grossi et présentent les traces du tégument du stade suivant. Les larves, arrivées au terme de leur crois-

sance, sortent de ces sortes de tunnel, en abandonnant la mue sur place, et vont s'accrocher à la paroi pharyngienne, de préférence sur le plancher de cet organe et des côtés latéraux de l'épiglotte (fig. 52, Pl. VI).

Les larves secondaires que nous trouvions appartenaient toujours aux espèces *G. intestinalis*, *G. pecorum* et *G. nasalis*; chaque fois que nous avons examiné le pharynx d'un animal parasité, nous n'avons trouvé que 2 ou 3 larves, mais il y avait autour de ces larves et sur tout le plancher du pharynx un nombre considérable de lésions provoquées par les larves qui avaient séjourné dans cet organe, de sorte qu'il

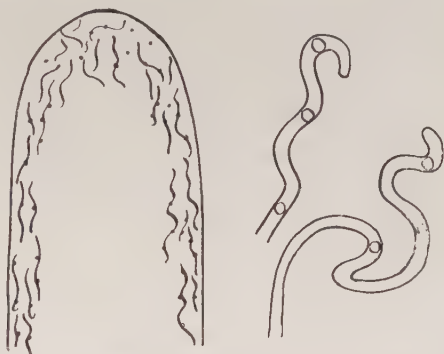


Fig. 40.—Langue de Cobaye.—Galleries formées par les larves au 1^{er} stade (schématique).

nous semble que le séjour de ces larves dans l'organe, quoique temporaire, doit être obligatoire. Sorties des galleries qu'elles avaient creusées dans les muqueuses buccales, ces larves présentent une morphologie extérieure différente. Le nouvel ensemble des pièces buccales présente une disposition permettant aux larves de s'accrocher à la paroi de l'organe et d'aspirer du sang pour se nourrir. Une paire de forts crochets remplacent les deux lames labiales du 1^{er} stade; avec ces deux crochets, les larves s'accrochent à la paroi pharyngienne. A part ces deux crochets, deux fortes mâchoires en dents de scie servent aux larves pour couper les tissus de la paroi et ouvrir les petits vaisseaux sanguins. Par la brèche qu'elles produisent, les larves enfoncent profondément la tête et une partie antérieure de leur corps.

Migrations des larves secondaires dans les différents compartiments gastriques de l'hôte.

Les larves à ce stade, après avoir fait un séjour dans le pharynx, se détachent pour aller se fixer dans les organes diges-

tifs spéciaux. Ainsi les larves de *G. intestinalis* s'en vont dans l'estomac; celles de *G. nasalis* et *G. meridionalis*, dans le duodénum; *G. inermis*, dans le rectum. Les larves de *G. pectorum* se fixent dans l'estomac, mais on les trouve également quelquefois dans le duodénum. Les larves de *G. hæmorrhoidalis* se fixent dans l'estomac et, le plus souvent, dans le rectum. Dans ces organes, les larves se fixent à la paroi interne de la même manière que dans le pharynx; elles ne se fixent pas isolément, mais toujours par groupes; très serrées les unes contre les autres. Les larves qui restent dans l'estomac, *G. intestinalis* et *G. hæmorrhoidalis*, se fixent aux parois de cet organe dans une région bien déterminée: chez le Cheval, sur la muqueuse du compartiment cardiaque et très près de la ligne qui le sépare du compartiment cardiaque (fig. 48, Pl. VI), chez le Chien, les larves se fixent vers l'orifice cardiaque (fig. 49, Pl. VI). Il semble que les larves fuient la muqueuse glandulaire gastrique. Les larves qui restent dans le duodénum se groupent en une seule masse; celles qui séjournent dans le rectum ne se rassemblent pas comme les précédentes; les larves de *G. hæmorrhoidalis* sont plutôt dispersées; les larves de *G. inermis* se fixent en petits groupes isolés.

Observations sur le développement des larves de « G. meridionalis ».

A la différence des autres espèces, la larve de *G. meridionalis* présente la particularité de passer une partie de sa vie (pendant le 2^e stade) dans la profondeur des tissus de la paroi de l'intestin, en provoquant la formation de certaines tumeurs spécifiques (fig. 41). Nous avons signalé cette larve comme parasitant les Chevaux provenant d'Espagne. Une étude détaillée sur ce parasite a déjà fait l'objet d'une de nos publications (Dinulexu, 1931*d*), de sorte qu'ici nous nous bornerons à rappeler quelques détails sur l'adaptation spéciale de cette larve. Les observations faites aux abattoirs de Vaugirard à ce sujet ont commencé au mois de mai 1931 et ont duré jusqu'à la fin du mois d'août de la même année. Pendant cette période, nous avons prélevé la partie du duodénum contenant des larves et des tumeurs sur

un très grand nombre de Chevaux provenant d'Espagne. Sur ces nombreuses pièces, les larves et les tumeurs ont présenté des différences suivant la période à laquelle les observations ont été faites. Au début du mois de mai, presque toutes ces tumeurs contenaient de nombreuses larves au 2^e stade et d'âge différent. Une grande partie de ces larves présentaient au-dessous de leur tégument la cuticule du stade suivant. A la surface interne de l'intestin, il y avait toujours un groupe de larves au 3^e stade. Plus tard, vers le mois de juin et même au début de juillet, les larves devenaient plus rares à l'intérieur des tumeurs. Mais, dans les nombreuses loges vides, il y avait des mues abandonnées par les larves sorties. Dans le groupe de larves de la surface, il y avait à ce moment de nombreuses larves au 3^e stade, bien développées. Je trouvais, en même temps, à l'intérieur des tumeurs, de jeunes larves tertiaires qui cherchaient à sortir. Les tumeurs présentaient une ou plusieurs ouvertures et de nombreux canaux pleins de pus. Dans ce pus, il y avait également les mues larvaires.

Vers le mois d'août, les tumeurs étaient de plus en plus vides. A la section, elles montraient des loges vides, mais obstruées par le tissu fibreux environnant. Dans la masse fibreuse de la tumeur, on voyait de petites taches



D 0 10 mm

Fig. 41. . . Tumeur intestinale (Cheval)
avec des larves au 2^e stade de *G. meridionalis*.

rondes, de couleur rougeâtre, dues à de petites hémorragies produites par les larves. D'autres taches plus petites, de forme irrégulière, marquaient l'armature chitineuse céphalique du 2^e stade dans la dépouille abandonnée par les larves au moment de la mue. A la surface interne, il y avait à ce moment de rares larves au 3^e stade, de plus en plus développées et,

à côté de celles-ci, on voyait un nombre considérable de très jeunes larves secondaires, qui devaient pénétrer plus tard dans les tissus de la paroi de l'organe.

D'après ces observations, nous pouvons résumer l'évolution larvaire de cet Œstride de la façon suivante : les larves, après avoir passé leur premier stade dans les muqueuses buccales et pharyngiennes, viennent se fixer dans l'intestin sur la muqueuse duodénale. Là, elles cherchent à s'enfoncer dans la profondeur de la paroi ; probablement par irritation, elles déterminent une réaction locale des tissus qui se traduit par la formation d'un tissu fibreux qui les entoure comme une sorte de loge, dans laquelle on peut trouver de 2 à 5 larves.

Dans les grosses tumeurs, il peut même y en avoir plus d'une vingtaine dispersées dans la masse fibreuse. Les larves grandissent à l'intérieur des tumeurs et, arrivées à un certain âge, elles muent sur place et abandonnent la dépouille du 2^e stade. Arrivées au 3^e stade, elles sortent dans la cavité intestinale, où elles se fixent de nouveau à la paroi, en y implantant profondément la partie antérieure de leur corps. Constamment les larves de cette espèce enfoncent dans la paroi de l'intestin la tête et les deux segments suivants, qui sont dépourvus d'épines. Elles produisent alors des lésions alvéolaires très profondes. On voit donc que, pendant leur vie, ces larves présentent cette curieuse adaptation à une vie anaérobienne à l'intérieur de tumeurs où elles sont séparées de l'air atmosphérique d'où elles pourraient puiser l'oxygène nécessaire à leur respiration. Morphologiquement, cette adaptation se traduit par la réduction sensible des orifices respiratoires (stigmates postérieurs), par une mobilité très restreinte du corps de la larve et par l'atrophie des épines chitineuses qui ornent la surface du corps de ces larves.

Développement des larves au 3^e stade.

Comme les larves de *G. meridionalis*, les larves des espèces qui vivent à la surface interne de la paroi digestive muent, sur place, entre les 2^e et 3^e stades. Les larves quittent l'endroit où elles étaient fixées pour s'accrocher

à côté dans le même organe. La durée du 2^e stade est d'environ 45 à 60 jours ; celle du 3^e stade est beaucoup plus longue. Si on suppose qu'une larve éclore au mois de juin et qu'elle reste un mois au 1^{er} stade, deux mois au 2^e stade, et si cette larve au 3^e stade est éliminée au mois de mai l'année suivante, on voit que la durée du 3^e stade est au moins de huit mois.

Après la deuxième mue, les larves gardent presque la même conformation qu'au stade précédent ; il n'y a que le nombre de fentes respiratoires qui augmente : au lieu de deux paires de fentes comme au 2^e stade, les larves en présentent maintenant trois paires. Les larves restent toujours ramassées en groupes et très rapprochées les unes des autres. Quand on infeste des Chiens avec des larves, elles se fixent à la paroi de l'estomac de la même manière que chez le Cheval (fig. 49, 50, Pl. VI). Serrées les unes contre les autres, elles ne peuvent pas être entraînées par les aliments, qui sont en mouvement continu dans l'estomac. Il est à remarquer que, pendant ce dernier stade, le développement se fait plus lentement que pendant les deux stades précédents. L'augmentation de volume du corps n'est pas en rapport avec la longue durée de vie jusqu'à la nymphose. D'ailleurs, les larves augmentent rapidement de volume dans les premiers temps de cette période. Au 3^e stade, on trouve des larves bien développées, même au mois d'octobre ou novembre. Ces larves ne passeront à la nymphose qu'au mois de mai ou en juin l'année suivante. Ces larves n'augmentent donc presque pas de volume pendant six ou sept mois. Toute cette période n'est pas alors une période de développement, mais simplement une période d'attente. D'ailleurs, au cours de l'étude de la physiologie de ces larves, nous avons vu que, pendant cette période, les échanges respiratoires et nutritifs se font très lentement ; la digestion est également très lente et les larves prennent très peu de nourriture. Si on dissèque l'intestin de plusieurs larves, on ne trouve du sang que dans 1 sur 150 ou 200 individus.

Observations sur la nymphose.

Les larves de la plupart des espèces ne quittent l'organe parasité qu'après avoir accompli tout leur développement. Une seule espèce fait exception, les larves de *G. hæmorrhoidalis* quittent l'estomac ou le rectum avant la fin de leur développement. Mais elles ne quittent pas encore l'hôte ; elles s'accrochent et restent quelque temps fixées à l'intestin de l'hôte sur le pourtour de l'anus. Les premières espèces : *G. intestinalis*, *G. nasalis*, *G. inermis* et *G. pecorum* marquent le début de la nymphose lorsqu'elles sont encore à l'intérieur de l'hôte. Ces larves, arrivées au terme de leur croissance, rétractent leur corps à l'intérieur de la cuticule. La paroi du corps se rétracte surtout à la partie postérieure, où l'ouverture de la chambre stigmatique se ferme. A ce moment-là, les stigmates antérieurs commencent à percer la peau. Ces larves se détachent de l'organe où elles étaient fixées et se laissent entraîner au dehors. Dans nos essais pour obtenir des adultes de Gastrophile, nous nous sommes basés sur les caractères que présentent les larves à la fin de la vie larvaire pour choisir nos éléments d'expériences. Toutes ces larves, détachées de la muqueuse stomacale duodénale ou rectale, mises dans certaines conditions de vie, ont évolué au laboratoire et ont donné des adultes parfaits.

Les larves après la sortie du tractus digestif et arrivées au dehors cherchent à s'enfoncer dans la terre pour continuer la nymphose. Comme milieu de développement pour les nymphes, la poussière de routes ou le sable fin et sec se sont montrés très favorables. Mises dans des bocaux où il y a une couche épaisse de sable ou de poussière de routes, les larves cherchent tout de suite à s'enfoncer dans la profondeur du vase et, après quelque temps, elles s'immobilisent, rétractant fortement les premiers et derniers segments du corps. Ce phénomène de s'enfouir dans un milieu terreux n'est pas obligatoire dans la nature ; ce serait un moyen de protection ; les larves se cachent pour être à l'abri de tous périls. Dans les élevages au laboratoire, si on ne met pas de la terre ou du sable, les larves peuvent passer à la nymphose sans aucun inconvénient. Après la rétraction

du corps, la cuticule durcit et noircit en même temps. L'ouverture des stigmates postérieurs est complètement fermée, et les stigmates antérieurs sortent à la partie antérieure du corps par les deux cornes prothoraciques.

Durée de la nymphose.

Cette durée est un peu différente chez les diverses espèces, et elle varie avec la température extérieure. En général, pour des nymphes gardées à 22°-25°, nous avons observé les dates suivantes :

<i>G. hæmorrhoidalis</i>	16-20 jours.
<i>G. inermis</i>	21-26 —
<i>G. nasalis</i>	20-24 —
<i>G. intestinalis</i>	22-28 —
<i>G. pecorum</i>	22-24 —

Si la température est moins élevée, l'éclosion des adultes a lieu après un temps plus long. Ainsi les nymphes de *G. hæmorrhoidalis* à 18° ont donné des adultes en 28 jours et, à la même température, des nymphes de *G. intestinalis* ont évolué en 32 jours.

Éclosion des adultes.

L'adulte complètement développé brise la paroi antérieure de la coque en se servant de son ptylinium, qui est représenté par une dilatation de la paroi antérieure de la tête. A cet endroit, la cuticule, très mince, est refoulée à l'extérieur par une quantité d'air que l'insecte pousse en avant (fig. 42). La coque nymphale s'ouvre par une petite plaque semi-circulaire qui

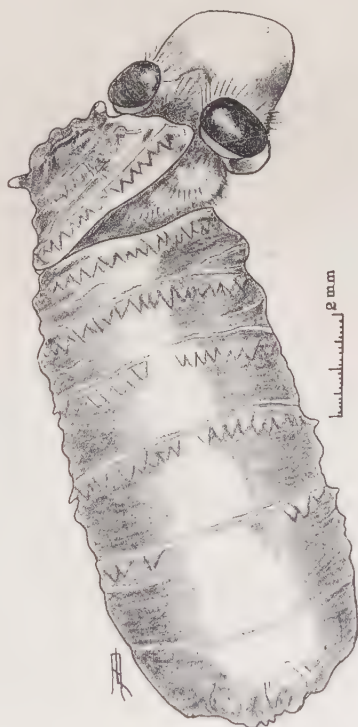


Fig. 42. — Éclosion de l'adulte *G. hæmorrhoidalis*.

se détache à la partie antérieure et supérieure des premiers segments. Le plus souvent, l'autre partie semi-circulaire qui se trouve au-dessous se détache également, et alors l'ouverture est circulaire comme chez tous les Cyclorraphes. A l'intérieur de la coque, on trouve abandonné par l'insecte l'ensemble des pièces buccales larvaires et la plaque stigmatique postérieure. Il y a donc, au début de la nymphose, comme le dit KEILIN (1917) pour *Phaonia*, une véritable mue. La cuticule larvaire du dernier stade sert d'abri à l'animal pendant toute la phase nymphale. Les adultes sortis de la coque nymphale cherchent à s'accoupler, et les femelles sont prêtes à pondre. Dans nos élevages, nous avons vu que des femelles de *G. pecorum*, après l'accouplement, pondent des œufs sur les dépouilles nymphales abandonnées.

Comparaison du cycle évolutif des Gastrophiles et d'autres Œstrides.

Nous avons établi, dans le cycle évolutif des Gastrophiles, plusieurs phases. Si on compare ce cycle avec celui des autres Œstrides, on voit qu'avec peu de différence ces phases se retrouvent chez tous les Œstrides et se rapprochent beaucoup de celles du cycle évolutif des Anthomyides et des Tachinaires.

La ponte.

Sauf les Œstres du Mouton (*Œstrus ovis* et *Rhynæstrus purpureus*), qui, paraît-il, sont vivipares, tous les autres Œstrides sont ovipares et pondent les œufs directement sur le pelage ou sur la peau des animaux parasités; le parasitisme est direct et sur un seul hôte, sauf une espèce, *Dermatobia cyaniventris*, chez laquelle il y a un hôte intermédiaire; la femelle de *Dermatobia* pond ses œufs sur des insectes piqueurs, Stomoxes ou Moustiques. Au moment où ces insectes se posent sur le bétail ou les Chevaux, les jeunes larves éclosent et restent sur le corps de ces animaux.

Éclosion des larves.

L'éclosion est spontanée ou passive et, dans le dernier cas, il y a un complexus de facteurs qui déterminent cette éclosion. Les Œstrides dont les œufs sont pondus près de l'organe parasité éclosent spontanément; pour ceux qui sont loin de l'organe parasité, les larves attendent pour cela des conditions favorables. Ainsi l'Œstre du Cheval, *G. intestinalis* et l'Hypoderme du Bœuf (*Hypoderma bovis*) pondent habituellement les œufs sur les pattes et sur les régions où l'animal peut se lécher. Ces larves n'éclosent qu'au moment où l'animal approche le museau ou la langue de la région où elles sont déposées. De même, les larves de *Dermatobia cyaniventris* n'éclosent qu'au moment où l'hôte intermédiaire entre en contact avec l'hôte permanent.

Auto-inoculation des larves primaires.

Nos connaissances sur les autres Œstrides ne sont pas assez étendues pour nous permettre une étude comparative exacte. Même pour les Hypodermes, Œstrides parasites très fréquents, et dont les dégâts économiques sont très importants, les études biologiques sont fort incomplètes. Actuellement il y a deux opinions sur la pénétration des larves à l'intérieur de l'hôte : ou la pénétration a lieu par la perforation immédiate de la peau, ou les larves sont ingérées par l'hôte. Les œufs de l'Hypoderme étant pondus de la même manière que chez les Gastrophiles, nous supposons que, pour les larves de l'Hypoderme, le mode de pénétration à l'intérieur de l'hôte doit être le même que celui des larves de Gastrophiles. Du fait qu'on a souvent trouvé de jeunes larves d'Hypoderme dans des lésions de myiase cutanées chez l'Homme, il n'est pas exclu que ces larves s'inoculent dans la muqueuse buccale de l'hôte comme les larves de Gastrophiles.

Pour les autres Œstrides, nous avons encore quelques notes sur l'Œstre du Mouton. Ces larves, au premier stade, présentent un ensemble de pièces céphaliques qui indiquent

qu'elles ne peuvent pas creuser de galeries sous-cutanées. Leur armature céphalique est constituée d'après celle des larves au 2^e stade de Gastrophiles, armature qui permet aux larves de s'accrocher à la paroi de l'organe parasité. D'ailleurs, les larves à ce stade trouvées chez des malades ayant de la *myiase oculaire*, on ne les a jamais vues plonger dans les conjonctives oculaires.

Migration des larves au 2^e stade.

Après la phase d'auto-inoculation, les larves de Gastrophiles ne quittent pas le tube digestif de l'hôte. Leur migration est limitée à un déplacement le long du tube digestif. Les larves des autres Œstrides ont des migrations plus étendues. Les Hypodermes traversent le tube digestif pour aller se loger sous la peau des hôtes, et là elles se mettent en relation avec l'air atmosphérique par un orifice cutané. Ce phénomène se rapproche de celui qu'on peut observer chez la plupart des larves de Tachinaires, qui, après une phase libre dans la cavité coelomique de l'hôte, se fixent par leurs stigmates respiratoires à la paroi du corps par une perforation, se mettant ainsi en relation avec l'extérieur.

Phase fixée des larves au 3^e stade.

Cette phase est caractérisée par un séjour permanent dans un organe jusqu'à la fin de la vie larvaire. D'après l'organe parasité, les Œstrides ont été divisés en Gastricoles (les Gastrophiles) qui vivent dans le tube digestif des animaux; Cavicoles, qui vivent dans les sinus frontaux (l'Œstre du Mouton), et Cuticoles, ceux qui vivent dans la peau (les Hypodermes, les *Dermatobia*, etc.). Les deux premiers groupes, les Gastricoles et Cavicoles, vivent fixés presque en permanence, les larves du troisième groupe, les Cuticoles, vivent libres dans de petits abcès furonculieux sous-cutanés.

La nymphose et l'éclosion des adultes s'accomplissent chez tous les Œstrides de la même manière que chez les Gastrophiles.

OBSERVATIONS SUR L'ADAPTATION DES GASTROPHILES
ET AUTRES CESTRIDES

Si on met en parallèle les détails d'organisation et le mode de vie des Gastrophiles et autres Cestrides avec ceux des insectes des groupes avoisinants, on voit qu'il y a, d'une part, des caractères qui montrent une affinité nette et, d'autre part, des caractères absolument spéciaux, uniques dans la série des Diptères.

Spécificité parasitaire.

Si les adultes ont une vie très courte et ne se nourrissent pas, les larves, au contraire, mènent une vie parasitaire très longue et ont un régime strictement hématophage. Tous les essais pour nourrir expérimentalement les larves n'ont réussi que partiellement. Les hôtes sur lesquels parasitent les Gastrophiles paraissent être limités à certaines espèces, mais la spécificité du parasitisme est un peu différente si on envisage l'adulte et la larve de ces Gastrophiles. Obligées de vivre longtemps dans un milieu privé en grande partie d'air atmosphérique et à une température spéciale 37°-39°, ces larves montrent une adaptation très avancée. Sorties de ces conditions, ces larves ne vivent que jusqu'à la limite de l'épuisement de leurs réserves. Sur des hôtes différents, elles ne montrent pas une spécificité très stricte. PORTIER (1910) signale que les larves de Gastrophiles parasitent normalement les animaux chez lesquels la vésicule biliaire fait défaut, « et elles ne peuvent vivre d'une manière permanente qu'en milieu acide dans l'estomac des animaux pourvus de réservoirs stomacaux multiples ; en milieu neutre ou alcalin, elles sont rapidement envahies par des organismes parasites ». Or, on les a trouvées en parasites accidentels chez le Porc, chez le Chien, chez l'Homme et même chez des Oiseaux. Expérimentalement, nous les avons fait évoluer jusqu'à la nymphose dans l'estomac du Chien, et des larves primaires ont vécu vingt-deux jours dans la bouche des Cobayes. La première condition de vie de ces larves est d'avoir comme

aliment le sang. Ces larves demandent ensuite un milieu abrité et une certaine température. Or, à n'importe quelle espèce qu'appartienne l'hôte, si ces conditions sont assurées, les larves peuvent se développer très facilement. Ce qui fait que les larves parasitent le plus fréquemment certaines espèces de Solipèdes (Chevaux, Anes, Mulets et Zèbres) c'est la spécificité parasitaire plus accentuée. Nous avons mis dans des cages à Moustiques des femelles fécondées de *G. hæmorrhoidalis* et *G. intestinalis* avec des Souris et des Cobayes; ces femelles n'ont pas pondu leurs œufs. En nature, en dehors d'une ponte accidentelle de *G. hæmorrhoidalis* sur les cils de l'Homme, on n'a jamais vu les Gastrophiles pondre sur d'autres animaux. C'est donc de la part de l'adulte qu'on voit la spécificité parasitaire limitée.

Caractères morphologiques adaptatifs chez l'adulte.

Comme nous l'avons vu, les adultes ont une vie très courte et ne prennent pas de nourriture. L'organe qui subit le plus l'influence de cette vie est l'appareil digestif; on constate chez l'adulte une atrophie sensible de l'ensemble du tube digestif et la disparition de certains diverticules gastriques ou des organes annexes : l'absence de pièces buccales, des glandes salivaires, du jabot ou des cæcums gastriques.

Si on se rapporte à l'ensemble des Diptères cycloraphes, le phénomène ne paraît pas singulier, et on peut remarquer une réduction de certaines parties du tube digestif. Dans ce groupe, les pièces buccales sont des organes qui présentent particulièrement cette atrophie. Chez les Muscides piqueurs (hématophages), l'appareil buccal est composé seulement des pièces impaires, labre, hypopharynx et labium. Chez les Pupipares également hématophages, l'appareil de succion consiste en un tube fermé par la soudure de l'épipharynx ou labre avec l'hypopharynx. Enfin, chez les Muscides non piqueurs, la trompe est formée seulement par la lèvre inférieure. Chez les Estrides, la transition vers la réduction presque totale des pièces buccales est faite par les Cutérébrines, chez lesquelles la trompe, de même type que chez les Muscides non

piqueurs, est privée de palpes et n'ayant pas de rôle fonctionnel ; elle est coudée, repliée dans une fossette ventrale. La réduction de l'intestin, elle aussi, présente certaines formes de transition. Ainsi, chez les Muscides non piqueurs, l'appareil digestif normalement développé présente toujours un jabot et des glandes salivaires. La longueur de l'intestin est considérable et se traduit par de nombreuses et grandes anses. Chez les Stomoxines, on remarque une réduction de la longueur de l'intestin (TULACH, 1906) ; les anses intestinales sont moins grandes, et les glandes salivaires sont également moins développées. La réduction des diverticules gastriques, jabot, cæcum, n'est pas un caractère particulier aux Œstrides. Ainsi, chez les Pupipares, il n'y a plus de traces de jabot. Tous ces phénomènes de réduction sont en général subordonnés à l'adaptation à différents régimes. Chez les Gastrophiles adultes, la réduction accentuée de certaines parties du tube digestif est déterminée par le non-fonctionnement de cet organe. Les adultes ne se nourrissant pas du tout, il y a une sorte d'atrophie non fonctionnelle.

Caractères morphologiques adaptatifs chez la larve.

Avant d'arriver dans le tube digestif de l'hôte et, pendant les phases d'inoculation et de migration, les larves présentent une certaine facilité de déplacement. En général, leur corps ne présente pas d'appendices locomoteurs. Mais elles portent certaines épines qui servent à la reptation. Les larves de *G. nasalis*, qui sont obligées de parcourir des longs espaces à la surface de la peau avant d'arriver à la bouche de l'hôte, ont encore sur leur corps des poils très longs, qui existent au premier stade chez toutes les espèces ; les épines ventrales du deuxième segment acquièrent un très grand développement et servent à la locomotion ; les larves prennent appui sur ces épines pendant la progression. Au stade suivant, quand les larves vivent fixées à la paroi gastrique ou intestinale, ces épines sont moins développées et, pour que les larves puissent s'accrocher, il y a deux forts crochets mandibulaires. Les larves des différentes espèces de Gastrophiles qui vivent accrochées

à la surface gastrique se déplacent de temps en temps quand les aliments les arrachent, mais elles ont toujours une tendance à l'immobilité. On remarque que ces épines tendent à disparaître au fur et à mesure que les larves sont mieux fixées à la paroi gastrique. Les larves de *G. nasalis* v. *nudicollis* n'ont pas d'épines sur la partie ventrale des 2^e et 3^e segments et les larves au 3^e stade de *G. meridionalis* ont les 3^e et 4^e segments complètement dépourvus d'épines. Or, ces larves enfoncent, dans le tissu de la paroi, la tête et quelques segments suivants. Quand les larves vivent dans des tumeurs, *G. meridionalis*, les épines contournant tous les segments du corps s'atrophient. Ces larves se rapprochent alors des larves d'autres Œstrides, les Hypodermes (larves cuticoles), qui vivent sédentaires dans des abcès sous-cutanés et qui ont les épines du corps très réduites.

Appareil digestif.

Pièces buccales. — Pendant la vie larvaire, ces pièces varient morphologiquement au cours de leur développement, d'après l'organe qu'elles parasitent. Nous avons vu que, chez les Gastrophiles, l'armature céphalo-pharyngienne présente deux formes. Au 1^{er} stade, elle porte des pièces pour creuser les canaux sous-épidermiques et des pièces pour percer les capillaires et sucer le sang. Aux 2^e stade, il n'y a plus les deux lames labiales et le stylet perforateur, mais deux paires de forts crochets et deux mâchoires. Au 1^{er} stade, la larve avait une armature avec un complexe d'insecte piqueur. Plus tard, la larve ne pique plus, elle fait des blessures avec les deux mâchoires, et le sang qui coule de ces blessures est aspiré à l'aide du complexe musculo-chitineux pharyngien. Chez d'autres Œstrides, où il n'y a probablement pas la phase d'auto-inoculation, les larves ont une armature buccale dont les pièces sont pareilles dans les deux premiers stades. Ainsi, d'après une étude que nous avons faite sur l'Œstre du Mouton (COULON et DINULESCU, 1931), nous avons vu que ces larves présentent au 1^{er} stade des pièces buccales semblables à celles des 2^e et 3^e stades. Or, pendant ce stade, les larves de

l'Œstre du Mouton vivent accrochées à la muqueuse des sinus frontaux de l'animal, et ces larves se nourrissent certainement de la même façon que les Gastrophiles. Les Hypodermes aux 2^e et 3^e stades larvaires ont les pièces buccales très réduites. A ce stade, les larves demeurent libres dans des petites loges sous-cutanées et se nourrissent du produit de suppuration des petits abcès qu'elles produisent. Toutes les pièces buccales sont disparues du complexus céphalo-pharyngien ; il ne reste chez ces larves que la partie chitineuse pharyngienne, qui sert à l'absorption des produits fluides.

Intestin et organes annexes. — Il n'y a pas suffisamment d'études sur les Œstrides pour connaître le régime de tous les Œstrides, mais il semble, malgré tout, que tous n'ont pas le même régime. Ainsi les Gastrophiles sont hématophages, et probablement il en est de même pour les Œstrides qui vivent dans les fosses nasales. Les Hypodermes se nourrissent du pus des abcès sous-cutanés. Le tube digestif des Gastrophiles est représenté par un tube grêle cylindrique uniforme d'un bout à l'autre du corps. Il n'y a aucun diverticule gastrique attaché à ce tube. Deux glandes salivaires sécrètent le liquide anticoagulant. En général, ce tube digestif est réduit comme volume et simplifié à un point prononcé. Les insectes adultes hématophages ont presque tous un réservoir pour emmagasiner une réserve de nourriture. Les larves de Muscides carnivores ont également un jabot où les larves accumulent la nourriture. Si on compare l'appareil digestif de certains Muscides et Œstrides, l'on arrive à remarquer des formes intermédiaires entre la forme du tube digestif compliqué avec des diverticules gastriques et la forme très simplifiée des Gastrophiles.

Chez les larves carnivores de *Lucilia* (fig. 43, *a*), à la partie antérieure du tube digestif, il y a un jabot et des cæcums intestinaux très développés ; chez des *Auchmeroyia* (fig. 43, *b*), larves hématophages, on trouve un jabot moins développé, mais il n'y a pas de cæcum. Pour ROUBAUD (1913), chez les larves d'Anthomyides, *Hydrotea* et *Phaonia* (fig. 43, *c* et *d*), il n'y a pas de jabot, et les cæcums sont réduits à des

organes rudimentaires. Le régime de ces larves paraît être, d'après KEILIN (1917), carnassier et entomophage, et, chez la larve de *Thryxion halidarum*, on ne trouve même plus de traces de cæcum (Pantel, 1898). Les larves de cette espèce vivent en parasites dans la cavité coelomique de certains *Phasmidæ*; elles se nourrissent du produit de nutrition de l'hôte; par sa conformation, le tube digestif des larves de Gastrophiles se rapproche de celui de *Hydrotea* et *Phaonia* et se trouve

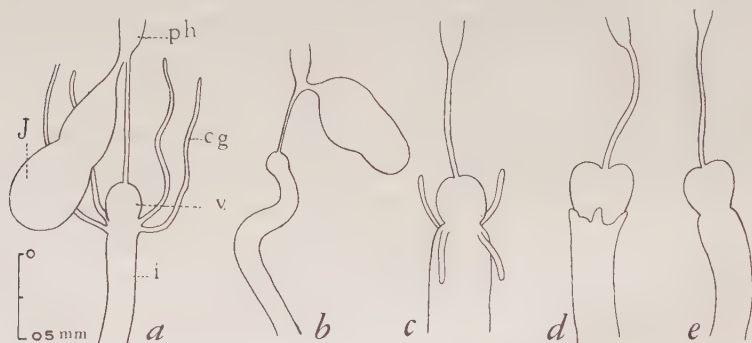


Fig. 43. — Portion antérieure du tube digestif des différentes larves de Diptères cyclorraphes. — a, *Lucilia*; b, *Auchmeromya*; c, *Hydrotea*; d, *Phaonia*; e, *Gastrophiles* (les autres lettres comme dans la figure 25, Pl. IV).

presque identique avec celui de la larve de *Thryxion*. Le tube digestif des Hypodermes ne présente également ni jabot, ni cæcum; mais l'intestin est beaucoup plus développé.

On voit donc que ce n'est pas le régime hématophage ou carnivore qui détermine la complication ou la simplification du tube digestif. Les larves d'*Auchmeromya*, hématophages comme les Œstrides, ont le jabot et l'intestin bien développés, tandis que les Gastrophiles ont les mêmes organes très simplifiés. Chez ces Œstrides, ce qui détermine la réduction du tube digestif, c'est le fait que ces larves étant accrochées la tête enfoncée, en permanence, ont toujours à leur disposition le sang et n'ont pas besoin de se faire une réserve de nourriture. Le sang coule dans leur tube digestif au fur et à mesure qu'il est consommé; d'autre part, la lenteur des échanges nutritifs et respiratoires de ces larves ne demande pas non plus une grande quantité d'aliments; elles n'ont

donc pas besoin d'un tube digestif trop volumineux. Il y a donc ici une adaptation physiologique de cet organe.

Appareil respiratoire.

Au point de vue de l'adaptation, cet organe présente chez les Œstrides, particulièrement chez les Gastrophiles, quelques caractères spéciaux. La larve possède un système trachéal comme chez les insectes aériens. Au premier stade, pendant la phase d'inoculation, les larves, quoique vivant dans la muqueuse buccale, sortent de temps en temps à la surface leur prolongement postérieur stigmatique pour puiser l'air atmosphérique. Au stade suivant, les larves restent quelquefois accrochées à la paroi gastro-intestinale de l'hôte, ayant la partie stigmatique libre dans la cavité de l'organe parasité. Mais quelquefois ces larves sont plongées dans des tumeurs fibreuses, où toute relation avec l'extérieur est supprimée. Ces larves ont également un système trachéen propre à la respiration aérienne. Dans l'estomac, l'intestin ou le rectum de l'hôte, il y a certainement de petites quantités d'air introduites avec les aliments, et il y a encore des bulles de divers gaz provenant de leur fermentation. Cet air suffit pour assurer les besoins de respiration aérienne de ces larves. Un organe en stricte relation avec l'appareil respiratoire et tout à fait particulier aux Gastrophiles, c'est l'organe rouge constitué par des cellules trachéales. La morphologie spéciale et l'histogénie de cet organe montrent une adaptation très avancée de ces larves. Si on considère l'ensemble de l'appareil respiratoire, il est à remarquer que ces larves présentent une adaptation spéciale pour une respiration privée de plus en plus d'air atmosphérique. Les stigmates respiratoires sont représentés par un nombre de fentes qui sont, au cours du développement des larves, d'autant plus nombreuses que les besoins d'air atmosphérique pour la respiration diminuent. Quand la larve se trouve pendant le premier stade dans la bouche de l'hôte, les stigmates sont représentés par deux petits orifices circulaires postérieurs. Quand les larves arrivent dans le pharynx, au 2^e stade, les stigmates présentent

deux paires de fentes allongées ; au 3^e stade, quand les larves sont dans l'estomac, intestin ou rectum, les fentes augmentent au nombre de trois paires.

D'autre part, si on regarde la surface de la plaque stigmatique, notamment les dimensions des fentes, on remarque qu'elles sont d'autant moins développées que les larves vivent dans un milieu plus pauvre en air atmosphérique. Les larves qui vivent dans l'estomac et dans le rectum ont les fentes stigmatiques plus grandes que les larves qui vivent dans l'intestin grêle, où il doit y avoir moins d'air, et ces stigmates sont très réduits chez les larves qui vivent dans des tumeurs. L'augmentation du nombre des fentes respiratoires peut être interprétée comme nécessaire dans un milieu pauvre en air atmosphérique ; ces fentes étant ouvertes permettent de capter les rares bulles de gaz qui se trouvent dans les cavités gastriques de l'hôte. Mais alors on comprend mal pourquoi ces fentes sont plus réduites chez les larves qui vivent dans l'intestin où l'air atmosphérique doit être plus rare que dans l'estomac. Les expériences que nous avons faites pour apprécier la résistance des larves dans des milieux privés d'air atmosphérique libre ou dissout nous montrent encore ce désaccord entre le développement des stigmates et le milieu dans lequel vivent les larves. Ainsi mises dans de l'huile de vaseline, les larves qui ont des stigmates plus développés *G. intestinalis* et qui vivent normalement dans des organes où il y a plus d'air atmosphérique résistent beaucoup plus que les larves qui ont des stigmates plus réduits et qui vivent dans un milieu pauvre en oxygène atmosphérique (*G. nasalis*).

Enfin, il faut ajouter le fait que la précédente localisation des larves de différentes espèces dans les compartiments gastriques de l'hôte n'est pas fixée au point de vue de l'adaptation. S'il y a des espèces qui sont localisées strictement dans un organe : *G. intestinalis* (estomac), *G. inermis* (le rectum) et *G. nasalis* (le duodénum), les larves de *G. pecorum* et *hæmorrhoidalis* peuvent vivre partout le long du tractus digestif. Les larves de *G. pecorum* ont même une tendance à se localiser dans le duodénum ; le *G. meridionalis*, qui est une

forme très proche de *G. nasalis*, est localisé dans le duodénum ; mais, faute de place dans cet organe, les larves s'enfoncent dans sa paroi et se logent dans des tumeurs. Les larves de ces trois dernières espèces cherchent encore à s'adapter à la meilleure condition de vie. D'autre part, la longue vie de ces larves dans ces organes, surtout au 3^e stade, n'est pas une vie d'élaboration organique, mais plutôt une vie d'attente, une vie pendant laquelle les échanges sont très lents. Cette vie, dans ces conditions spéciales, si elle n'est pas en stricte relation avec les détails morphologiques de certains organes ou avec la quantité d'air atmosphérique du milieu, doit dépendre en grande partie d'une adaptation physiologique particulière. La facilité de se procurer la nourriture et la composition chimique de cette nourriture permettent à l'organisme de ces larves de conduire un métabolisme quelquefois très lent et qui peut s'accomplir par deux phases aérobiennes ou anaérobienues. Cette adaptation, quoique très avancée, n'est pas encore fixée ; les larves se mettent de plus en plus à l'abri dans les organes de l'hôte parasité et s'adaptent en même temps à une vie de plus en plus privée d'air ou d'oxygène libre ou dissous dans un milieu extérieur.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Généralités. — Les Gastrophiles sont représentés par plusieurs espèces, mais on ne connaît pas tous les stades de toutes ces espèces. On connaît les adultes et les larves de *G. intestinalis*, *G. hæmorrhoidalis*, *G. pecorum*, *G. inermis* et *G. nasalis*. Les formes connues seulement à l'état adulte sont *G. asinus*, *G. magnirostris*, *G. ablesceus*, *G. flavipes*, *G. crossi*, *G. sub-jacens*, *G. vulpecula* et *G. epilepsalis*; à cause de l'insuffisance de leur description, elles n'ont pas une position systématique nettement établie. Certaines espèces ne sont bien connues qu'à l'état larvaire. Ainsi *G. meridionalis*, *G. ternicinctus* et *G. Geldolesti*, enfin *G. pseudo-hæmorrhoidalis*, *G. equus Böhmi*, etc., sont aussi connus uniquement à l'état larvaire, mais de manière incomplète. Deux tableaux de détermination sont annexés à ce chapitre.

PREMIÈRE PARTIE

Morphologie et anatomie.

A. — ADULTE. — *Morphologie externe.*

Il y a quelques caractères extérieurs qui varient beaucoup avec les différentes espèces. Les dimensions du corps varient chez les individus ♀ de *G. intestinalis* de 8 à 16 millimètres, et les femelles sont plus grosses que les mâles. Les ♀ de *G. hæmorrhoidalis* vont de 7 à 13 millimètres, et les femelles de cette espèce sont plus petites que les mâles. La coloration du tégument, des poils du corps, des pattes et des ailes, varie également chez des individus de même espèce. Un cas spécial est celui des mâles de *G. nasalis* et des femelles de *G. pecorum*. Des Gastrophiles élevés expérimentalement en parasite chez le Chien ont une coloration plus sombre que ceux qui parasitent normalement les Chevaux.

Anatomie.

Appareil digestif. — Cet organe présente dans son ensemble une atrophie sensible : la disparition de certains diverticules gastriques ou des organes annexes. Les pièces buccales sont absentes. Il n'y a autour de la bouche qu'une paire de palpes qui ont une structure sensorielle spéciale. Le tube digestif est réduit à un tube grêle cylindrique uniforme d'un bout à l'autre, et il n'y a pas de glandes salivaires du jabot, ni de cæcums gastriques. Une partie qui présente un certain développement, c'est l'ampoule rectale ; elle a une structure musculuse et aussi des glandes rectales.

L'appareil respiratoire présente la conformation générale de tous les Cyclorraphes, mais les deux troncs trachéens principaux sont transformés en énormes sacs aériens.

Organes génitaux. — A l'éclosion, ces organes ne sont que des porteurs des produits sexuels qui sont complètement développés à la fin de la nymphose. Chez la femelle, il y a deux ovaires volumineux, un utérus, deux oviductes très courts. Le vagin est musculux, bien développé, et il a une forte musculature. Deux glandes annexes et deux réceptacles séminaux y débouchent. L'organe copulateur et l'oviscapte présentent une disposition adaptée à la ponte. Chez le mâle, il y a deux testicules globuleux avec la paroi spéciale chitinisée ; il y a deux glandes annexes qui débouchent dans le spermiducte. L'organe copulateur présente des variations de forme d'une espèce à l'autre.

B. — LARVE. — *Morphologie externe.*

Les Gastrophiles présentent un trimorphisme larvaire net. Le passage d'un stade à l'autre se fait par deux mues successives. Le stade le moins connu était le premier. Les larves à chaque stade présentent des caractères particuliers. Les pièces buccales et les stigmates sont les deux organes qui changent le plus d'un stade à l'autre. Au premier stade, les pièces buccales sont formées de deux lames labiales en

dents de scie, deux mâchoires et un stylet perforateur médian. Au 2^e stade, il y a deux crochets mandibulaires et deux mâchoires. Les stigmates sont représentés par une paire de fentes au 1^{er} stade, deux paires au 2^e stade et trois paires au 3^e stade. Nous avons insisté sur la description morphologique des formes larvaires, qui n'étaient pas connues, les 1^{er} et 2^e stade de *G. inermis* et le 2^e stade de *G. meridionalis*.

Anatomie.

Appareil digestif. — On lui distingue les trois parties caractéristiques : intestin antérieur, moyen et postérieur. En général, l'appareil digestif est représenté par un tube cylindrique presque uniforme dans toute sa longueur. La bouche présente des pièces buccales spéciales, qui, avec les plaques du pharynx, constituent une armature céphalo-pharyngienne qui sert à percer les tissus et à aspirer le sang. Une paire de glandes salivaires bien développées sont situées à la partie antérieure du corps, et l'orifice du canal salivaire est renforcé, à son ouverture dans la bouche, par un anneau chitineux spécial. Le pharynx a une structure musculaire spéciale adaptée à l'absorption. L'œsophage débouche dans le proventricule. L'intestin moyen uniforme dans toute sa longueur présente la structure histologique des insectes hématophages. L'intestin postérieur débouche à l'extérieur par l'anus situé sur la partie dorsale du dernier segment du corps.

Appareil respiratoire. — Cet organe est du type trachéal amphipneustique, et il ne change d'un stade à l'autre que par la conformation des fentes stigmatiques, dont le nombre augmente au cours du développement. L'épithélium trachéen présente des cellules plus volumineuses à l'endroit d'où partent les ramifications trachéolaires. Ces cellules présentent un noyau énorme chez les Hypodermes. Un certain nombre de glandes stigmatiques sont annexées aux stigmates. Leur structure histologique montre qu'elles sécrètent un produit gras.

Tissu adipeux. — Au début du 1^{er} stade, les éléments du tissu adipeux sont uniformes tout le long du corps. Les cellules adipeuses de petites dimensions ont une sorte de bipolarité. Au cours du premier stade, il y a un développement inégal de ces éléments du tissu gras. Les cellules de la partie postérieure restent plus petites et s'orientent autour de certaines trachées, avec lesquelles elles donneront l'organe rouge. Seules les cellules de la partie antérieure évoluent vers des cellules adipeuses véritables. Au cours du développement des larves, ces cellules grossissent par accumulation de graisse, mais leur nombre n'augmente pas.

Organe rouge et cellules trachéales.

Cet organe, situé à la partie postérieure du corps des larves, est constitué par une série de cellules richement trachéisées et paraît être une sorte d'annexe de l'appareil respiratoire.

1. En dehors des cellules trachéales qui constituent cet organe, il y a de plus, dans le corps des larves des Gastrophiles, deux autres sortes de cellules trachéales : *les cellules trachéales périgénitales et les cellules trachéales sous-cutanées ou œnocytes.*

2. Quant à l'origine et au développement des cellules trachéales, voici nos conclusions : les cellules qui constituent le corps adipeux, les cellules du corps rouge et les cellules trachéales périgénitales ont une origine commune ; tous ces éléments sont primitivement des cellules adipeuses qui se différencient en organes spéciaux aux différentes étapes de la vie larvaire. Les cellules trachéales de l'organe rouge sont constituées par des cellules adipeuses de la partie postérieure du corps ; elles subissent un processus de trachéisation passive provoqué par les ramifications d'un système trachéal propre à cet organe rouge. Ce système se développe à part, en même temps que les cellules trachéales. Le développement de cet organe a lieu pendant le premier stade.

3. Les cellules trachéales périgénitales sont également, à l'origine des cellules adipeuses, qui subissent le même processus que les éléments précédents. Leur développement

commence au 3^e stade en même temps que le développement des gonades.

4. Les cellules trachéales latérales ou œnocytes proviennent d'éléments d'origine probablement hypodermique, et le processus de trachéisation commence au 1^e stade. Leur structure se rapproche de celle des œnocytes.

5. Les cellules adipeuses primitives et les œnocytes sont différenciées dès l'état embryonnaire pendant l'hystogénie embryonnaire. Pendant la vie larvaire, il n'y a aucune multiplication de ces éléments, mais il y a une différenciation morphologique spéciale correspondant aux différentes fonctions qu'elles doivent accomplir. Le processus de l'association du réseau trachéen avec les cellules adipeuses ou les cellules œnocytiqes est subordonné à certains facteurs : le régime hématophage et l'adaptation à une vie parasitaire dans un milieu le plus souvent privé d'atmosphère oxygénée.

Développement des gonades.

Notre étude ne comprend que le développement pendant la vie larvaire. L'ébauche génitale représentée par un amas de petites cellules uniformes est visible dès le 2^e stade. Ces éléments ne commencent à évoluer qu'au 3^e stade. A ce moment, il y a l'apparition autour de la gonade primitive d'un certain nombre de cellules trachéales que nous appelons *cellules périgénitales*. Ce sont des cellules grasses s'entourant de ramifications trachéolaires provenant des trachées qui arrivent dans cette région. Au cours de la croissance, ces trachéoles restent englobées dans la masse cytoplasmique de ces cellules. Les gonades s'allongent en un cordon court et les éléments cellulaires en état de prolifération ne montrent, jusqu'à la fin de la vie larvaire, aucune différenciation pour un sexe ou pour un autre.

Anomalies et monstruosité.

Chez les adultes, nous remarquons des raccourcissements et des atrophies des pattes. Les larves présentent très fré-

quemment des anomalies de la conformation des stigmates respiratoires. On remarque encore, chez diverses larves, un développement incomplet de certains segments du corps.

DEUXIÈME PARTIE

Physiologie.

Digestion. — En étudiant d'abord la physiologie des glandes salivaires, nous trouvons que la sécrétion de ces glandes a une forte action anticoagulante pour le sang de divers Mammifères. Le ferment est thermolabile et garde ses propriétés avec une intensité plus réduite dans les extraits alcooliques des glandes salivaires. La digestion intestinale est lente. Chez des larves généralement gorgées, le sang demeure longtemps dans l'intestin avant d'être intégralement digéré. L'extrait frais de l'intestin produit la destruction des globules sanguins, sous l'action des ferments protéolytiques. A la suite de la digestion intestinale de l'hémoglobine, il y a un gros dépôt du fer dans les cellules épithéliales. Pendant la nymphose, au moment du remaniement de l'intestin, l'intestin larvaire présente toujours des cellules épithéliales bourrées de fer.

Respiration. — Les échanges respiratoires ont été appréciés à l'aide des manomètres compensateurs de BARCROFT. Le phénomène de la respiration présente chez les larves de Gastrophiles des particularités très intéressantes. Les larves qui consomment normalement l'oxygène peuvent vivre longtemps dans des milieux privés d'oxygène libre ou dissous. Ainsi, des larves de *G. pecorum* ont vécu pendant dix-sept jours immergées dans l'huile de vaseline. Il y a chez ces larves une possibilité de ralentir les échanges respiratoires et même de présenter une respiration anaérobie.

Métabolisme respiratoire. — L'intensité respiratoire varie beaucoup au cours du développement. Les larves au 2^e stade présentent le maximum d'intensité, 60^{mm},9 et 75^{mm},8 O² par gramme-minute. Au 3^e stade, quand les larves arrivées à un terme de croissance attendent la saison pour

évoluer à l'état nymphal, elles présentent une intensité respiratoire très réduite 6,6 et même 1,8. Expérimentalement la température et l'inanition font varier également ce quotient. Ainsi, à une température plus basse que la normale, il y a une intensité respiratoire de 0,58 et 0,39. Des larves soumises à l'inanition pendant douze jours présentent une intensité respiratoire de 1,14 et 0,63. Nous avons cherché encore l'émission de CO_2 dans la respiration en milieu aérobie, et nous avons trouvé que cette émission est plus intense au 2^e stade quand l'intensité respiratoire est plus grande. Le pH du milieu où vivent ces larves est plus acide à ce stade. Au cours du développement du 2^e stade jusqu'à la fin du 3^e stade il y a un pH 6-5⁴-5⁶-6²-6⁴.

Dans l'anaérobiose, l'intensité respiratoire est très réduite, et expérimentalement elle diminue avec la durée de la respiration. Au fur et à mesure que le séjour dans le milieu anaérobie se prolonge, comme nous l'avons démontré au cours de l'étude du métabolisme nutritif, dans les phases de vie anaérobie, la respiration s'accomplit à l'aide de l'oxygène résultant du dédoublement du glycogène accumulé dans le corps des larves. La réduction de l'intensité respiratoire se traduit pendant cette phase encore par une suppression de tous les mouvements du corps. Les larves au 3^e stade s'immobilisent et paraissent passer à l'intérieur de l'hôte une sorte de vie ralentie.

Tyrosinase. — L'étude quantitative nous montre que ce ferment se trouve dans une proportion élevée. Le dosage quantitatif a été fait en dosant la mélanine, un des produits principaux de l'oxydation de la tyrosinase. Le ferment apparaît en très faible quantité dès le premier stade, et il augmente beaucoup au cours du développement ; le maximum se trouve au 3^e stade larvaire. Pendant la nymphose, la quantité diminue pour reprendre chez l'adulte. Ainsi, il y a au stade II/1, 5^{cm}3,9 et au stade III/3 10^{cm}3,6 de mélanine (traduite en ^{cm}3 MnO_4K 1 p. 100). Cherchant dans les différents organes du corps de la larve, nous trouvons que ce ferment est plus ou moins localisé dans le sang. Chez des larves en inanition, la proportion de tyrosinase tombe à

3,8 pour quatre jours d'inanition et à 1,15 pour quinze jours. Dans le corps des larves, il y a, en même temps que le ferment, de la tyrosinase. La présence d'une quantité si considérable de tyrosinase pendant la longue durée du 3^e stade indique qu'en dehors d'un certain rôle dans la formation de la mélanine ce ferment doit faciliter encore l'oxydation d'autres acides aminés et phénols, dont le produit peut entrer dans le métabolisme général.

Métabolisme nutritif. — *L'hémoglobine et ses dérivés.* — Les larves présentent de l'hémoglobine dans leur sang, mais sa quantité est variable chez les différentes espèces. Le sang et les cellules de l'organe rouge sont particulièrement imprégnés de ce pigment. Dans le corps gras, le pigment se trouve soit à l'état d'hématine réduite, soit à l'état d'hémochromogène. Le spectre du sang incolore des larves normales ou soumises à l'inanition se rapproche de celui de l'urobiline.

Une partie du fer, un des produits des dérivés de l'hémoglobine du sang ingéré, est déposée dans les cellules épithéliales intestinales; une autre partie refait l'hémoglobine propre du sang des larves. Le fer résultant des dérivés de l'hémoglobine de la larve est déposé particulièrement dans les œnocytes. Le fer, qui ne peut pas être utilisé dans les réactions de nutrition du corps, se comporte comme un produit d'excrétion. La quantité de fer déposée dans les cellules intestinales augmente au fur et à mesure que les larves grandissent, et il est rejeté avec l'intestin larvaire pendant la nymphose.

Glycogène et acide lactique. — L'intérêt de l'étude de ces deux substances, c'est que leur métabolisme est en relation avec l'adaptation des larves à une vie, à une respiration facultative aérobie ou anaérobie. A la suite de différents dosages que nous avons faits, nous trouvons qu'aux derniers stades les larves élaborent une grande quantité de glycogène. De 0^{gr},029 glycogène pour 1 gramme de poids vivant au stade II/1, il arrive à 0^{gr},094 pour 1 gramme de poids vivant à la fin de la vie larvaire. Il y a au cours du développement une augmentation progressive de la quantité de glycogène.

En même temps, en dosant l'acide lactique, nous trouvons des chiffres inverses. Ainsi, au stade II/3, il y a 1^{mg},14 d'acide lactique pour 1 gramme de poids vivant. Dans les dosages faits sur des larves en inanition et en anaérobiose, nous trouvons, d'une part, que chez des larves au 3^e stade, après 14 à 17 jours d'inanition et de vie anaérobie, il y a une forte réduction de la quantité de glycogène. Ce coefficient descend de 0^{gr},094 à 0^{gr},022 et 0^{gr},019 par gramme de poids vivant ; d'autre part, l'acide lactique ne subit pas la même courbe que le glycogène. Nous trouvons que la quantité d'acide lactique diminue dans les premiers 9 jours d'inanition de vie anaérobie, puis augmente jusqu'au 14^e jour pour se maintenir sur un plateau irrégulier après 25 jours, et, peu de temps avant la mort, la quantité augmente à nouveau de 0^{mg},37 ; après 9 jours, elle arrive à 0^{mg},20 ; après 14 jours, nous trouvons 0^{mg},53 ; après 17 jours, 0^{mg},43 et après 25 jours 0^{mg},046 d'acide lactique pour 1 gramme de poids vivant. On voit donc que, normalement, la proportion élevée de glycogène correspond au stade de la plus longue durée de vie et pendant lequel il y a une phase de métabolisme respiratoire ralenti où la vie aérobie est remplacée par de longs intervalles de vie anaérobie. Au contraire, la proportion élevée de l'acide lactique correspond au 2^e stade, où il y a une phase de vie avec un métabolisme plus intense.

Au 3^e stade, la proportion d'acide lactique moins élevée l'est cependant assez pour le métabolisme très peu intense de ce stade. L'origine de l'acide lactique est dans la respiration intracellulaire, et il provient du dédoublement du glycogène contenu dans les cellules des divers organes. Il n'y a pas, chez les larves d'Œstres, une relation entre les quantités de glycogène et d'acide lactique parce que le glycogène ne se dédouble pas intégralement. Une partie constitue toujours une réserve qui n'est utilisée que pendant les phases strictement anaérobies. La grande quantité de glycogène mise en réserve sera utilisée pendant la nymphose pour la formation des graisses. Nos études expérimentales nous montrent que plus l'anaérobiose est prolongée, plus le glycogène diminue, et l'acide lactique n'augmente qu'au

moment où s'établit un métabolisme aux dépens des éléments de réserves et en l'absence d'oxygène atmosphérique.

TROISIÈME PARTIE

Cycle évolutif.

Nous nous sommes particulièrement appliqué à étudier le cycle évolutif des espèces de Gastrophiles moins connues : *G. inermis*, *G. pecorum* et *G. meridionalis*. Les adultes de tous les Gastrophiles ont une vie très courte, et ils ne prennent pas de nourriture. A l'éclosion, les glandes génitales étant complètement développées, après l'accouplement, les femelles pondent tout de suite. Les œufs sont fixés à différents endroits du pelage des Équidés. Les larves sont parasites jusqu'à la nymphose dans le tube digestif de ces animaux.

La ponte et les œufs. — *G. hæmorrhoidalis* pond les œufs sur les lèvres ; *G. inermis*, sur les joues et la face ; *G. nasalis*, dans le pelage de l'auge ; *G. intestinalis*, sur les jambes et sur les régions latérales du poitrail et de l'abdomen ; *G. pecorum* pond les œufs sur des objets quelconques. Le nombre des œufs est en relation avec la région où ils sont pondus. Plus l'espèce pond les œufs près de la bouche, moins elle en pond. *G. hæmorrhoidalis* pond 160-200 et *G. pecorum* 2334-2560 œufs.

L'incubation dure cinq à six jours ; l'éclosion est spontanée pour les espèces qui pondent tout près de la bouche de l'hôte. Les œufs pondus dans des régions éloignées attendent d'être désoperculés par l'hôte lui-même. La survie des larves primaires après l'éclosion demande certaines conditions ; il leur faut de l'humidité et une température de 37° à 38°.

Auto-inoculation des larves au 1^{er} stade. — Les larves primaires de *G. intestinalis* et *G. hæmorrhoidalis* L., après l'éclosion, s'inoculent de préférence dans la muqueuse de la langue des animaux parasités, tandis que celles du *G. inermis*, en remontant les commissures des lèvres, s'inoculent dans la muqueuse des parois latérales de la bouche. A ce stade, les larves sont munies d'une armature céphalopha-

ryngienne qui leur permet de creuser de vraies galeries à travers les couches sous-épithéliales de la muqueuse, dans lesquelles elles cheminent jusqu'au fond de la bouche. Quelques dizaines de larves primaires introduites dans la bouche d'un cobaye arrivent à faire détacher toute la muqueuse de la langue. Dans ce stade, les larves augmentent de volume, et on les voit, quinze jours après l'inoculation, prendre une couleur rouge produite par l'hémoglobine du sang ingéré.

Migration des larves au 2^e stade. — Arrivées au fond de la bouche, les larves sortent des galeries où elles étaient plongées et abandonnent la mue du 1^{er} stade. Les larves arrivées dans le pharynx s'accrochent à la muqueuse de cet organe, où elles se fixent au plancher, en particulier sous l'épiglotte. L'armature céphalo-pharyngienne, transformée après la première mue, leur permet maintenant de s'implanter profondément dans les tissus pour puiser le sang dont elles se nourrissent. Le séjour dans cet organe est temporaire. Les larves le quittent très peu de temps après pour aller se loger dans les organes digestifs spéciaux : estomac pour les larves du *G. intestinalis* et *G. hæmorrhoidalis* et rectum pour les larves de *G. inermis* et aussi *G. hæmorrhoidalis*. (Les larves de *G. nasalis* se logent toujours dans la région pylorique du duodénum, celles du *G. pecorum* dans l'estomac et quelquefois le rectum.) Les larves qui restent dans l'estomac (*G. intestinalis* et *G. hæmorrhoidalis*) se fixent aux parois de cet organe dans une région bien déterminée : chez le Cheval, sur la muqueuse du compartiment cardiaque et très près de la ligne qui le sépare du compartiment pylorique ; chez le Chien, les larves se fixent vers l'orifice cardiaque. Il semble que les larves fuient la muqueuse glandulaire gastrique.

Une autre espèce, *G. meridionalis*, qui vit fixée dans le duodénum au même endroit que *G. nasalis*, présente la particularité de passer une partie de sa vie, la durée du deuxième stade, dans les tissus de la paroi de l'intestin, y provoquant la formation de tumeurs parasitaires spécifiques. Ces larves arrivent dans l'intestin au début de leur 2^e stade et se fixent d'abord sur la muqueuse intestinale; ensuite, elles

cherchent à s'enfoncer dans la paroi. Les larves pénètrent jusque dans les couches sous-épithéliales, et l'irritation produite par le parasite détermine la formation de tumeurs fibreuses autour des larves. A l'intérieur de ces tumeurs, les larves grandissent et subissent une mue sur place ; elles en sortent sous la forme du 3^e stade. Dans la lumière intestinale, elles se fixent de nouveau à la muqueuse. En général, pour toutes les espèces, le passage au 3^e stade demande environ une période de 45-60 jours, et la mue se fait sur place.

Développement des larves au 3^e stade. — Les larves au 3^e stade continuent à grossir fortement et présentent une armature céphalo-pharyngienne analogue à celle du stade précédent. Elles cherchent à se grouper par amas très serrés pour ne pas être entraînées par les aliments ; si les larves sont peu nombreuses, elles sont obligées d'errer le long de la surface de l'estomac, jusqu'à ce qu'elles arrivent à se fixer définitivement. Dans ce cas, elles sont plus dangereuses pour le Cheval à cause des nombreuses plaies qu'elles produisent. Dans les trois stades larvaires, la métamorphose présente des changements importants dans l'armature céphalo-pharyngienne et dans l'appareil respiratoire, surtout dans les stigmates de ce dernier organe. L'armature céphalo-pharyngienne comprend, au 1^{er} stade, des lames à dents de scie qui servent à creuser les sillons, des pièces perforant les tissus et des pièces assurant la succion. Dans les 2^e et 3^e stades, les lames à dents de scie disparaissent, et l'armature comprend de forts crochets servant à la fixation aux parois digestives de l'hôte, des pièces perforant des tissus et des pièces destinées à favoriser la succion. Les stigmates respiratoires antérieurs, qui fonctionnent seulement pendant l'état nymphal, s'organisent à partir du 2^e stade. Les stigmates postérieurs, qui fonctionnent pendant toute la période larvaire, changent d'un stade à l'autre par l'augmentation des fentes respiratoires.

La nymphe. — Les larvés de *G. intestinalis* et *G. inermis* ne quittent les organes parasités qu'à la fin de leur stade larvaire ; elles marquent même, à l'intérieur de l'hôte, le début

du stade nymphal. Les larves de *G. hæmorrhoidalis* quittent l'estomac et le rectum avant d'avoir terminé ce stade larvaire, et elles se fixent de nouveau au pourtour de l'anus de l'animal, où elles restent encore quatre à cinq jours. Elles quittent alors l'hôte pour aller s'enfouir en terre et passer à l'état nymphal. La durée de la nymphose est de 16 à 20 jours pour *G. hæmorrhoidalis* et de 22 à 28 jours pour *G. intestinalis*. L'éclosion des adultes se fait comme chez tous les Diptères cyclorraphes.

COMPARAISON DU CYCLE ÉVOLUTIF DES GASTROPHILES ET D'AUTRES ŒSTRIDES.

Une seule phase éloigne les Gastrophiles du cycle général des Œstrides. C'est que leur migration ne dépasse pas la paroi du tube digestif des hôtes qu'ils parasitent. La plupart des Œstrides ont des migrations plus étendues. On sait que les Hypodermes traversent la paroi du tube digestif pour aller se loger ailleurs. Les Gastrophiles y restent jusqu'à la nymphose.

OBSERVATIONS SUR L'ADAPTATION DES GASTROPHILES.

La spécificité parasitaire est beaucoup plus limitée chez l'adulte que chez la larve. Les larves peuvent vivre et évoluer expérimentalement sur des Mammifères qui ne sont pas leur hôte normal.

Chez l'adulte. — Un caractère adaptatif spécial est la réduction et l'atrophie des pièces buccales et de l'intestin. Comme ces animaux ne se nourrissent jamais, la réduction de cet organe est déterminée par le non-fonctionnement.

Chez la larve. — Les pièces buccales et l'intestin présentent d'abord au premier stade une adaptation à la vie mobile et aux 2^e et 3^e stades à la vie fixée et à un régime hématophage. Le développement du tube digestif, encore insuffisant, est aussi lié à un besoin limité de nourriture. L'organe rouge et les cellules trachéales constituent encore un caractère adaptatif à une respiration privée de plus en

plus d'air atmosphérique. Néanmoins, la disposition des fentes respiratoires n'est pas en relation avec les besoins de respiration des larves ; de même, la localisation des larves dans les différents compartiments gastriques n'est pas conforme à leur métabolisme respiratoire, et elle n'est pas fixée au point de vue de l'adaptation. Les larves de certaines espèces *G. hæmorrhoidalis*, *G. pecorum* et *G. meridionalis* cherchent encore à s'adapter aux meilleures conditions de vie.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1926. AUSTMANN (G.). — Creeping eruption. Report of first case from Manitoba (*J. amer. med. Assoc.*, LXXXVII, p. 1196-1200).
1908. BACH (A.). — Zur Kenntniss der Tyrosinase in tätigen Peroxidase (*Berlin chem. Ges.*, XLI, p. 216).
1906. BAU (A.). — Diptera fam. *Muscaridæ* sub fam *Æstrinæ* (*Gen. insectorum* Bruxel., XLIII, p. 1-30).
1918. BEDFORD (G. A.). — Notes on the species of *Gastrophilus* found in South Africa (*Reports of the Director of Veterinary Research Pretoria*, 5-6th., p. 627-643).
1926. BEDFORD (G. A.). — List of *Æstridæ* which cause myiasis in man and animals in South Africa (*Reps. vet. Res. S. Afr.*, II, 12th, p. 486-491).
1917. BERGMANN (M. A.). — Ueber die *Æstriden* des Rentieres (*Ent. Tids Kr. Uppsala*, XXVIII, p. 1-32 et 113-146).
1909. BERLESE (A.). — Gli Insetti, 2 vol. Soc. editrice libraria Milano.
1919. BERTRAND (G.) et THOMAS (P.). — Guide pour les manipulations de chimie biologique (Ed. Dunod et Pinat, Paris, p. 1-468).
1915. BEZZI (M.). — Una nuova specie di Estride dell' Eritrea (*Bull. del laboratorio di Zoologica generale e agraria della R. Scuolas d'Agric. in Portici*, N. p. 27-32).
1898. BIEDERMANN (W.). — Beiträge zur vergleichenden Physiologie der Verdauung. I. Die Verdauung der Larven von *Tenebrio molitor* (*Arch. Ges. physiol. Pflüger*, LXXII, p. 105).
1912. BERRY (H.) et GRUZEWSKA (M^{me} Z.). — Nouvelle méthode de dosage du glycogène dans le foie (*C. R. Acad. sc. Paris*, CCLV, p. 1559-1561).
1917. BISHOP (F. C.). — The distribution of the nose Fly and another species of *Gastrophiles* in the United States (*Psyche Boston*, XXIV, p. 182-187).
1922. BISHOP (G. H.). — Cell metabolism in the insect fat body. Cytological changes accompanying growth and hystolysis of the fat body of *Api. Melifica* (*J. morph. Philadelphia*, XXXVI, p. 567-601).
1914. BLANKMEYER (H. C.). — Intestinal myiasis with report of case (*J. Amer. med. Ass. Chicago*, LXIII, p. 321).
1907. BOAS (J. E.). — Larva migrans eine Gastrus larvæ in der Haut einer Menschen in Dänemark mit Bemerkungen über anderer *Æstriden* larven in der Haut der Mensch in Dänemark (*Monatshefte Derm.*, Hamburg, XLIV, p. 505-512).
1925. BODINE (J. H.). — Physiology of the *Orthoptera* (*Biol. Bull. Woods Hole*, Mass XLVIII, p. 75-82).
1925. BODINE (H. J.) and RUDBERT (O. P.). — Respiratory metabolism, physiological studies on respiratory metabolism (*Biological Bulletin Woods Hole*, XLVIII, p. 1-14).
1926. BODINE (J. H.). — Hydrogen ion concentr. in the blood of certain insects (*Orthoptera*) (*Biol. Bull. Woods Hole*, Mass LI, p. 363-364).

1928. BODINE (J. H.). — Insect metabolism the anaerobic metabolism of an insect (*Orthoptera*) (*Biol. Bull. Woods Hole*, Mass LV, p. 395-403).
1930. BOISSEZON (P. DE). — Contribution à l'étude de la biologie et de l'histo-physiologie de *Culex pipiens* L. (*Archives de zoologie expérimentale et générale*, LXX, p. 281-431).
1904. BOLI (K. G.). — Beitrag zur Kasuistik der tierischen Parasiten (*Russ. Kazani Zap veterin. Inst.*, XXI, p. 378-381).
1863. BRAUER (FR.). — Monographie der *Æstriden* (*Uebereinter Wien*, p. 53-92).
1863. BRAUER (FR.). — Beitrag zur Kenntniss der : Baues un der Function der Stigmenplatten der Gastrus Larven (*Verh. der K. K. Zool. Bot. Ges. Wien*, p. 133-136).
1864. BRAUER (FR.). — Entomologische Beitrag (*Verh. Zool. Bot. Gesellschaft in Wien*, XIV, p. 891-902).
1896. — BRAUER (FR.). — Beitrage zur Kenntniss aussereuropäischer *Æstrien*. Parasitischer muscarien (*Denkschriften der Math. Natur. wisch. Classe der Akad. der Wissensch.*, Bd. LXIV, p. 260-282).
1914. BROCHER (F.). — Physiologie de la respiration chez les Insectes imago. [*Arch. Zool.*, LIV (notes et revues), p. 58-73].
1922. BUDDENBROCK (W.) und ROHR (G.). — Einige Beobachtungen über den Einfluss der Temperatur auf den Gasstoffwechsel der Insekten (*Arch. ges. Physiol.*, Berlin, CLIV, p. 468-472).
1919. CAMERON (A. E.). — The oviposition habit of *G. nasalis* L. (*Science*, New-York, XLIX, p. 26).
1917. CANNON (C.). — Notes on developpement of *Æstrus larvæ* in the farinx of the horse (*Vet. record*, XXX, p. 23).
1927. CAPPE DE BAILLON (P.). — Recherches sur la téréatologie des insectes (*Encyclopédie entomologique*, Lechevalier, Paris, VIII, p. 1-287).
1908. CHOŁODKOWSKY (N.). — Ueber *Gastrophilus* Larven in der Menschen Haut (*Zool. Anz.*, Leipzig, XXXII, p. 409-413).
1909. CHOŁODKOWSKY (N.). — Ueber *Gastrophilus* larven in der Menschen Haut (*Ibid.*, XXXIII, p. 319-321).
1910. CHOŁODKOWSKY (N.). — Nöhmals über *Gastrophilus* larven der Menschen Haut (*Ibid.*, XXXVI, p. 78-79).
- 1911-1912. CHAMPY (C.). — Recherches sur l'absorption intestinale et le rôle des mitochondries dans l'absorption et la sécrétion (*Arch. anat. micr.*, XIII, p. 55-170).
1797. CLARK-BRACY. — Observation on the genus *Æstrus* (*Trans. of the Society London*, III, p. 289-829).
1827. CLARK-BRACY. — Of the insect called *Æstrus* (*Ibid.*, XVII, p. 402-411).
1845. CLARK-BRACY. — *Æstri* and *Ceuterebræ* of various animals (*Ibid.*, XIX, p. 81-94).
1931. COULON (G.) et DINULESCU (G.). — Un cas de myase oculaire à *Æstrus ovis* en Corse (*Annales de parasit.*, IX, p. 140-143).
1925. CLARE (M. R.). — A study of oxygen metabolism in *Drosophila melanogaster* (*Biol. Bull. Wood's Hole*, Mass XLIX, p. 440-460).
1930. COCO (M.). — A propos de la dermite faciale parasitaire du Cheval (*Bull. Acad. vét.*, III, p. 102-106).
1862. COLIN (G.). — Sur les transformations des larves d'*Estres* (*Bull. Soc. imp. centr. de méd. vétér.*, XXIII, p. 1-10).
1910. COLLINGE (W. E.). — Lowe obs. on the eggs of the horse bot fly *G. equi* (*J. econ. biol.*, London, LI, p. 9-17).
1914. CORNWALL (I. W.) and PATTON (W. S.). — Lowe observations on the salivary secretion of the commoner blood sucking insects and ticks (*Ind. Journ. med. Res.*, Calcutta, p. 269-593).

1925. CORRIGAN (S. H.) et CORRIGAN (C. E.). — Three cases of creeping myiasis in Sas Katchvan (*Canad. med. Assoc.*, XV, p. 404-405).
1931. COURTOIS-DRILHON (M^{me} A.). — Étude biochimique sur la métamorphose des Lépidoptères (Thèse Doin et C^{ie}, Paris).
1925. CROSS (H. E.). — Bot flies of the Punyab (*Sgite Res. inst. Pusa*, Bull. 160, p. 1-16).
1927. DAWENPORT (H. A.) and COTONIER (M.). — A condensier unit for use in the determination of lactic acid (*Journ. biol. chem.*, LXXIII, p. 361).
1931. DELAGE. — Colorations et pigments chez les Insectes (*Miscellanea entomologica*, XXXIII, p. 57-98).
- 1902a. DEWITZ (M.-I.). — Sur l'action des enzymes (oxydases) dans la métamorphose des Insectes (*C. R. Soc. biol.*, LIV, p. 44-45).
- 1902b. DEWITZ (M.-I.). — Sur l'action des enzymes (oxydases) dans la métamorphose des Insectes (*Ibid.*, p. 45-47).
1913. DEWITZ (M.-I.). — Physiologische Untersuchungen bezüglich der verwandlung von Insektenlarven (*Zool. Anz.*, Leipzig, XLI, p. 385-395).
1916. DEWITZ (M.-I.). — Bedeutung der oxydierenden fermente (Tyrosinase) für die Verwandlung der Insekten larven (*Ibid.*, XLVII, p. 123-124).
- 1929a. DINULESCU (G.). — Sur la ponte du *Gastrophilus pecorum* (*Annales de parasit.*, VII, p. 287-289).
- 1929b. DINULESCU (G.). — Description de la larve au premier stade *G. inermis* Br. La myase gastrophilienne des joues du Cheval (*Annales de parasit.*, VII, p. 415-429).
- 1930a. DINULESCU (G.). — Facteurs déterminant l'éclosion des œufs de *Gastrophilus intestinalis* (*Ibid.*, VIII, p. 57-60).
- 1930b. DINULESCU (G.). — Sur la présence en France du *Gastrophilus inermis* (*C. R. Acad. sc. Paris*, CXC, p. 320-321).
- 1930c. DINULESCU (G.). — Sur la biologie des Œstres du Cheval (*Ibid.*, CXCI, p. 499).
- 1931d. DINULESCU (G.). — Une larve d'Estride produisant des tumeurs dans le duodénum des Chevaux en Espagne (*C. R. Acad. sc. Paris*, CXCI, p. 550-552).
1925. DIWANY (EL. HASSAN). — Recherches expérimentales sur l'histophysiologie comparée de l'appareil digestif des Invertébrés hématophages (*Arch. anat. histol. embr.*, IV, p. 257).
1926. DOBRONRAVOV (V. W.). — The question of the causal agent of creeping disease. A case of creeping disease (*Russ. H. trop. med.*, VI et VII, p. 4-46).
1918. DOVE (W. E.). — Lowe biological and control studies of *Gastrophilus hæmorrhoidalis* and other bots flies of horses (*Bull. United States department of Agriculture*, DXCVII, p. 27-30-33).
1906. EYSIG (H.). — *Ichtyotomus sanguinarius* Eine auf Aalen Schmarozende Annelide (*Fauna und Flora der Golfer von Neapel*. Monographie 28, p. 58-70).
1899. ENDERLEIN (G.). — Die Respirationsorgane der Gastriden (*R. Akad. der Wissenschaften in Wien*, VIII, Abth. 1, p. 235-303).
1926. FRANCESCO (F.). — Contributio originali anafilassi spermentale da *Gastrophilus equi* (*La nuova Veterinaria*, IV, p. 175-178).
1927. FRIEDMANN (T. E.), COTONIO (M.) et SCHAEFFER (I.). — The determination of lactic acid (*Journ. biol. chem.*, LXXIII, p. 335-358).
1900. FROGGATT (W. W.). — The bot fly *Gastrophilus equi* (*Dept. of Agric. N. S. W.*, Sidney, 432).
1929. GALLI-VALERIO (B.). — Notes de parasitologie (*Z. Bl. Bak. orig.*, CXII, p. 54-59).

1919. GEDOELST (L.). — Inventaire d'une collection d'Æstrides africains (*Bull. Ent. Res.*, IX, p. 333-340).
1912. GEDOELST (L.). — Contribution à la faune des Æstrides du Congo belge (*Rev. zool. africaine*, Bruxelles, I, p. 426-432).
1920. GEDOELST (L.). — Notes sur les larves au II^e stade de Gastrophiles des Équidés (*Annales Soc. belge de méd.*, p. 1-7).
1921. GEDOELST (L.). — A propos de la larve de *G. pecorum* F. (*Ann. Soc. ent. France*, Paris, XC, p. 245-254).
1922. GEDOELST (L.). — Le trimorphisme larvaire des Æstrides (*C. R. Soc. biol.*, LXXXVI, p. 501-504).
1923. GEDOELST (L.). — Note sur la larve de *Gastrophilus hæmorrhoidalis* et description de la larve d'une nouvelle espèce africaine *G. pseudo-hæmorrhoidalis* (*Ann. parasit.*, p. 269-275).
1904. CASSARD (G.). — Sur la Tyrosinase de la Mouche dorée (*C. R. Acad. Sc.*, CXXXIX, p. 644-645).
1931. GEGY (R.). — Action de l'ultra-violet sur le pôle germinal dans l'œuf de *Drosophila melanogaster* (*Revue suisse de zoologie*, XXXVIII, p. 187-288).
1912. GLASER (R. W.). — A contribution our Knowledge of the function of the œnocytes of insects (*Biol. Bull. Woods Hole*, Mass XXIII, p. 213-224).
- 1928a. GOUREVITCH (A.). — L'action dynamique spécifique chez les Blattes (*C. R. Acad. sc.*, CLXXXVII, p. 65-67).
- 1928b. GOUREVITCH (A.). — Le quotient respiratoire des Blattes en fonction de nourriture (*C. R. Soc. biol.*, XCVIII, 1928, p. 26-27).
1926. GOYANES (Y.). — Influencia de los Parasitos animales en la genesis de cancer (*Confer. y Resen. R. Soc. esp. Hist. nat.*, I, p. 157-223).
1915. GREGOR (M.). — The posterior stigmatæ of dipterous larvæ as a diagnostic character with special reference to the larvæ incriminated in cases of miasis (*Parasitology*, Cambridge, VII, p. 176-188).
1906. GRÜNBERG (K.). — Einige Mitteilungen über afrikanische Æstriden (*Sitzungsberichte der Ges. Nat. f. Freunde*, Berlin, II, p. 37-49).
1907. GUYENOT (E.). — L'appareil digestif et la digestion de quelques larves de Mouches (*Bull. biol. France et Belgique*, XLI, p. 353-370).
1901. GUYOT (J.). — Contribution à l'étude des larves de Gastrophiles (Æstrides) (*Archives de parasitologie*, IV, p. 169-221).
- 1918a. HADWEN (S.) and CAMERON (A. E.). — A contribution to the knowledge of the bot flies *G. intestinalis*, *G. hæmorrhoidalis* L., *G. nasalis* L. (*Bull. of ent. Res.*, London, IX, p. 91-106).
1923. HADWEN (S.) and CAMERON (A. E.). — Insects affecting live stork [*Bulletin depart. of Agriculture Canada*, XXIX (new series), p. 12-16].
1917. HALL (H.). — Notes in regard to bots *Gastrophilus* Spp. (*American veterinary med. Association*, LII, p. 184).
1917. HAMM (A. H.). — Observations on the horse bot fly *Gastrophilus equi*. (*J. Ent.*, Mass LV, London, p. 229-230).
1928. HANDORS (H. U.), WESTPHAL (K.). — Ueber den Kohlen hydrat bestand von Skelletmuskeln normal kaninchen (*Pflüger Arch.*, CCXX, p. 399-409).
1909. HENRY (A.). — Une nouvelle larve de Gastrophile chez le Cheval (*Recueil de méd. vétér.*, LXXXVI, p. 319-321).
1920. HENRY (A.). — A propos de la Dermite estivale des joues du Cheval (*Bull. Soc. cent. de méd. vétérinaire*, LXXIII, p. 67).
1930. HENRY (A.) et DINULESCU (G.). — Le deuxième stade larvaire de *Gastrophilus inermis*; Diptera, V, p. 171-175.

1908. HEWITT (C. G.). — The structure development and bionomics of the house fly, *Musca domestica*. The breeding habits development and the anatomy of the larva (*A. J. Microsc. Cs.*, London, LII, p. 495-545).
1917. HOBMEYER (M.). — Beiträge zur Biologie und Bekämpfung der Gastrophilus Fliege (*Gastrophilus equi*) (*Monatshefte für prakt. Tierheilkunde*, XXIX, p. 153).
1928. HOBMEYER (A. et B.). — Morphologie und Biologie der Larve von *Gastrophilus pecorum* [*Centralbl. Bakt.*, Iéna (Orig.), CVIII, p. 163-172].
1911. HOLLANDE (A.). — Étude histologique comparée du sang des insectes à hémorrhée et des insectes sans hémorrhées (*Arch. Zool.*, Paris, VI, p. 283-323).
1914. HOLLANDE (A.). — Le cérodecytes ou énoocytes des Insectes considérés au point de vue biochimique (*Arch. Anat. microsc.*, XVI, p. 1-66).
1920. HOLLANDE (A.). — La formation du pigment brun noir (mélanine) au cours de la phagocytose chez les Insectes (*C. R. Soc. biol.*, LXXXIII, p. 726-727).
1915. IANO COUCH. — Larva of bot fly living in the nest of ants Japanese (*Iano Kouch Sek. Gijn*, IX, p. 2-9).
1846. JOLY (M.-N.). — Recherche zoologique anatomique, physiologique et médicale sur les Œstrides en général et particulièrement sur les Œstrides qui attaquent l'Homme, le Cheval, le Bœuf et le Mouton (*Ann. des Sc. phys. et nat. d'agr. et d'ind.*, Lyon, IX, p. 157-305).
1923. JOLLY (J.). — Traité technique d'hématologie, édit. Maloine, Paris, 1 et 2 volumes.
1917. JOAN (T.). — Nota sobre un estado larvario del *Gastrophilus nasalis* (*Bol. Minist. agric.*, Buenos-Ayres, XXI, p. 42-45).
1930. KADLETZ (N. A.) et RUBAREV (M. V.). — Five cases of Creeping Disease (*Russian Rev. microbiol. Saratov*, IX, p. 407-425).
1913. KEILIN (D.). — Sur diverses glandes des larves de Diptères [*Archives expérimentale et générale*, LII (notes et revue), p. 1-8].
1915. KEILIN (D.). — Recherches sur les larves de Diptères cyclorraphes (*Bull. biol. de la France et de la Belgique*, XLIX, p. 18-191).
1917. KEILIN (D.). — Sur quelques cas d'anomalie chez les Diptères (*Bull. Soc. ent. France*, p. 193-196).
1925. KEILIN (D.). — On cytochrome a respiratory pigment common to animals yeast and higher plants (*Proc. R. Soc. London*, XCVIII, p. 312-339, 6 figures).
1916. KEMNITZ (G. A.). — Untersuchungen über den Stoffbestand und Stoffwechsel der Larven von *G. equi* (Clark) nebst, Bemerkungen über den Stoffbestand der Larven von *Chyronomus* (sp.) [*Zeitschrift für Biol. (Physiologischerteil)*, LXVIII, p. 129].
1929. KIRBY-SMITH (J. L.), DOVE (W. E.), WHITE (G. F.). — Some observation on creeping eruption (*The Amer. journal of Tropical med.*, vol. I N. p. 179-192).
1919. KOCK (G. W.). — Notes on the intoxication by *Gastrophilus larvæ* (*Reports of the Director of veterinary Research*, 5^e and 6^e, Pretoria, p. 651-691).
- 1911-1912. KREUSCHER (A.). — Der Fett-körper und die Énoocyten von *Dytiscus marginalis* (*Zs. wiss. Zool.*, 119-1922, p. 247-287).
1915. LARISCH (P.). — Die Gastrophiliasis des Pferdes (Inaug. dissert., Leipzig). Tierseuchenamt der Landw.-Kammer Schlesien, Breslau, p. 1-24.
1925. LARROUSSE (F.). — Présence d'une larve de *G. pecorum* dans l'estomac du Lapin domestique (*Annales de parasit.*, I, p. 178-180).

1904. LÉON (N.). — Vorläufige Mitteilungen über der Sangrüssel den Anophe-
liden (*Zoolog. Anzeiger*, Bd. XXVII, p. 730-732).
1911. LÉON (N.). — Contribution à l'étude de la digestion chez les Moustiques
(*Annales de biol. Bucarest.*, I, p. 1-10).
1928. LLOYD (L.). — Salivary secretions of blood sucking insects in relation
to blood coagulation (*Nature*, London, CXXI, p. 13).
1916. LOEBHEAD (W.). — Some notes regarding nose and other bot fly (*Ann.*
Rep. ent. Soc. Ontario, Toronto, p. 102-108).
1924. LUNA (M.). — A propos de notre note : sur la participation d'une peroxy-
dase à l'apparition du pigment chez la *Drosophila melanogaster* (*C. R.*
Acad. sc., CLXVIII, p. 525-527).
1917. LUTZ (A.). — Contribuicoes ao connecimento dos Estrideos brasileiros
(*Mem. Inst. Osur. Cruz*, Rio-de-Jan., IX, 1917, p. 94).
1913. MASSONNAT (E.) et VANEY (C.). — Éthologie et pupation chez les Di-
ptères pupipares et les Estrides (*C. R. Soc. biol.*, LXXV, p. 49-51).
1908. MOULE (L.). — La parasitologie dans la littérature antique (*Archiv. de*
parasit., XIII, p. 251-263).
1908. MUNZER (E.) u. NEUMANN (W.). — Zur Verwendung des Differential
apparatus von Barcroft (*Brochemischer Zeitschr.*, VXXXI, p. 319-
331).
1908. NICOLAS (E.) et CAZENAVE (H.). — Sur la dermitose vermiculée estivale
des joues du Cheval (*Bull. Soc. centr. Méd. vét.*, LXII, p. 287-296).
1929. OPPENHEIMER. — Die Fermente und ihre Wirkungen, Georg Thieme
Verlag, Leipzig (Hugo Hahn, *Die Bestimmung der Tyrosinase*, Bd. III),
p. 1364-1372).
1920. PAILLLOT (A.). — Sur les Encyctoïdes et les Tératocytes (*C. R. Ac. sc.*,
CLXXI, p. 192-193).
1898. PANTEL (J.). — Essai monographique sur les caractères extérieurs : la
biologie, l'anatomie d'une larve parasite du groupe de Tachinaires
(*La Cellule*, XV, p. 1-290).
1909. PANTEL (J.). — Sur les organes rudimentaires des larves des Muscides
(*C. R. Acad. sc.*, CXLVIII, p. 233-236).
1916. PARKER (R. R.). — Notes concerning *G. hæmorrhoidalis* (*Jinn. Y.*
New-York ent. Soc., XXIV, p. 253-255).
1920. PATTON (W. S.). — Some notes on the arthropods of medical and veteri-
nary importance in Mesopotamia and on their relation to diseases.
Part III: The Bot Flies of Mesopotamia (*The Indian J. of med. Res.*,
VIII, p. 1-16).
1924. PATTON (W. S.). — *Gasterophilus crossi* sp. nov. parasite in its larval
stage in the stomach of the horse in the Ind. (*J. med.*, Calcutta, II,
p. 961-963).
1928. PAYLOWSKI (E. N.). — The importance of the control of *Hypoderma* (in
U. U. S. R. Prakt. vet., XII, p. 56-58).
1922. PAYLOWSKI (E. N.) et STEIN (A.). — Nouveau cas de creeping disease
(*Myasis linearis*) en Russie (*Bull. Soc. path. exot.*, XV, p. 555-558).
1911. PECUS (C.) et MANGIN (T.). — Sur la dermite estivale des joues du Cheval
(*Bull. Soc. centr. méd. vét.*, LXV, p. 244).
1903. PEREZ (Ch.). — Contribution à l'étude des métamorphoses (*Bull. scien-*
tifique France et Belgique, XXXVII, p. 195-427).
1910. PEREZ (Ch.). — Recherches histologiques sur la métamorphose des
Muscides, *Calliphora erythrocephala* Mg. (*Arch. de zool. experim. et*
gén., IV, p. 1-274).
1920. PEREZ (Ch.). — Sur les inclusions des cellules grasses des Insectes pen-
dant la métamorphose [*Arch. zool. exper.* (notes), Paris, LIX, p. 5-10].
1897. PERRONCITO (E.) et BOSCO (G.). — Sul metodo de distruzione delle

- larve d'Æstro (*Gastrophilus equi*) nel ventricolo del cavallo (*Annali della R. Acad. d'agric. di Torino*, XXXIX, p. 1-30).
1917. PETIT (G.) et GERMAIN (R.). — Étude histologique des ulcères gastriques résultant de l'implantation des larves d'Æstres (*Bull. Soc. cent. vét.*, LXX, p. 405-410).
1927. PEUCH (A.). — La Gastrophilose équine (Thèse, édit. La Revue *Nos Animaux*, Paris).
1927. PHOTINOS (TH.-B.). — La dermatite linéaire rampante (Thèse, Éditions médicales, Paris).
1926. PILLERS (A.) and EWANS (A. M.). — A new larva of Æstrus (*Gastrophilus*) from Zebras (*Ann. trop. med. and parasit.*, XX, p. 263-266).
1925. PHAKE (TH.). — Revue des espèces paléarctiques des Estrides et catalogue raisonné de leur collection au Musée zoologique de l'Académie des sciences (*Ann. Mus. zool.*, Leningrad, XXVI, p. 215-230).
- 1909a. PORTIER (P.). — Recherches physiologiques sur les Insectes aquatiques. Digestion. Action de corps gras sur l'appareil stigmatique. Mécanisme de la lutte des larves contre les phénomènes d'asphyxie, Paris (*C. R. Soc. biol.*, LXVI, p. 343-344, p. 379-382, p. 496-499).
- 1909b. PORTIER (P.). — Mécanisme qui s'oppose à la pénétration de l'eau dans le système trachéen, la fermeture de l'appareil trachéen (*C. R. Soc. biol.*, LXVI, p. 422-424).
- 1909c. PORTIER (P.). — Sort des corps gras introduits dans la trachée (*C. R. Soc. biol.*, LXVI, p. 452-454, p. 580-582).
- 1909d. PORTIER (P.). — Physiologie de l'appareil respiratoire des larves d'Æstre (*C. R. Soc. biol.*, LXVII, p. 568).
1910. PORTIER (P.). — Description des larves de Gastrophile fondée sur la connaissance de la physiologie de leur appareil respiratoire (*C. R. Soc. biol.*, LXVIII, p. 1056-1058).
1907. PORTSCHINSKI (J.). — Sur les larves de *Gastrophilus* (*Zool. Anz.*, Leipzig, XXXV, p. 669-670).
1910. PORTSCHINSKI (J.). — *Gastrophilus intestinalis* monographie (*Trd B. ent. uen. Kom. M. zml. St. Petersburg*, VII, p. 95) (en russe).
1911. PORTSCHINSKI (J.). — Deuxième monographie *Gastrophilus intestinalis* (*Ibid.*, VII, p. 96).
1900. PRENANT (A.). — Notes cytologiques. Cellules trachéales des Æstres (*Arch. d'anat. micr.*, III, p. 293-302).
1914. RABAUD (E.). — La tératogenèse (*Encyclopédie scientifique*, Doin, Paris, p. 1-358).
1925. RAFFENSPERGER (H. B.). — Horsebots in Hogs stomach (*Vet. med.*, Chicago, XX, p. 225).
1918. RAILLET (A.). — Sur la nomenclature de deux (Estrides du Cheval (*Bull. Soc. zool. France*, XLIII, p. 102-104).
1925. RÉMY (P.). — Contribution à l'étude de l'appareil respiratoire et de la respiration chez quelques Vertébrés (Thèse Ed. Wagner, Nancy, p. 1-219).
1919. RITCHIE (J.). — Bot flies of the horse (*Scottish. journal. agric.*, Edinburgh, II, p. 354-358).
1919. RODHAIN (J.) et BEQUAERT (J.). — Matériaux pour une étude monographique des Diptères parasites de l'Afrique, 3^e partie (*Bull. biol. de la France et de la Belgique*, LII, p. 366-379).
1920. RODHAIN (J.) et BEQUAERT (J.). — Sur quelques Estrides d'Antilopes et de Zèbres recueillis en Afrique orientale (*Revue zoologique africaine*, VIII, p. 169-228).
1926. ROE (R. N.). — The horse bot fly the of warble fly and sheep nostril fly (*Cyprus agric. J. Nicosia*, XXI, p. 52-55).

1913. ROUBAUD (E.). — Recherches sur les Auchmeromyies (*Bull. Sc. de la France et de la Belgique*, XLVII, p. 105-202).
1914. ROUBAUD (E.). — Les producteurs de myases et agents similaires chez l'Homme et chez les animaux. Études sur la faune parasitaire de l'Afrique occidentale française (Mission Cs. Bouet et E. Roubaud, Paris, fasc. 1, p. 1-254).
1914. ROUBAUD (E.). — (Estrides gastriques et cavicoles de l'Afrique occidentale française (*Bull. Soc. path. exot.*, VII, p. 212-215).
1915. ROUBAUD (E.). — Les Muscides à larves piqueuses et suceuses de sang (*C. R. Soc. biol.*, LXXVIII, p. 2-97).
1917. ROUBAUD (E.). — Auto-inoculation et développement primaire dans les muqueuses buccales de la larve du *Gastrophilus* équin (*C. R. Acad. sc.*, CLXIV, p. 453-455).
1913. RUPPERT (F.). — Untersuchungen über die Entwicklung der *Æstrus* Larven und die Bekämpfung der *Æstrus* Larven Krankheit (*Zs. Infekt. Krankh. Haustiere*, Berlin, XIII, p. 469-474).
1925. SATO (R.) et BRECHER (L.). — Kann dopa oder Tyrosin das Chromogen bei Wirbeltieren abgeben zugleich Ursachen Tierischer Farbleidung (*Arch. mikr. Anat.*, Berlin, CIV, p. 649-658).
1928. SAYLE (H. M.). — The metabolism of insects (*Quart. Rev. biol.*, Baltimore, III, p. 542-553, 4 figures).
1926. SHANNON (R.) et DEL PONTE (C.). — Classification of Argentine *Æstridæ* (*Rev. inst. bact.*, Buenos-Ayres, IV, p. 587-588).
1860. SCHEIBER (S. H.). — Vergleichende Anatomie und Physiologie der *Æstriden* Larven (*K. Akad. Wissenschaft.*, XLV, Bd. XLI, p. 7-68).
1912. SCHLÜTER CURT. — Beiträge zur Physiologie und Morphologie des Verdauungsapparates der Insekten (*Zs. allg. Physiol.*, Iéna, XIII, p. 155-200).
1870. SCHOCH. — Larves de *Gastrophilus* dans l'intestin d'une Femme (*Mittheilung Schweiz Entom. Gesellschaft*, p. 275, cité par Razou, 1910).
1927. SHINODA (O.). — Contributions to the knowledge of intestinal secretions in insects. II. A comparative histocytology of the mid intestine in various orders of insects (*Z. zellforsch. mikroskop. Anat.*, Berlin, V, p. 278-292).
1925. SÉGUY (E.). — Sur les caractères communs aux *Æstrides* et aux *Callyphorimes* (*C. R. séances Acad. sc.*, CLXXXI, p. 735-736).
1928. SÉGUY (E.). — Mouches parasites (*Encyclopédie entomologique*, IX, Paris, Lechevalier, 1928).
1914. SKRIABIN (K. J.). — Eine lebende larve von *Gastrophilus inermis* im Magen der Saatkrähe (*Mess. Med. vet. Soc.*, Petrograd, XXVI, p. 1115-1121).
1918. SPARCK (R.). — On Hudbremse rues Biologi. An account of the Biology of the bot flies (*Hobenhavn Naturensverden*, II, p. 125-133).
1907. SPEISER (P.). — Die Dipterenfamilie der *Æstriden*. (*Königsberg und Schr. Physik Ges.*, XLVII, p. 295-303).
1912. STENDEL (A.). — Absorption und Sekretion im Darm von Insekten (*Zool. Jahrb. Iena. Abt f. Allg. Zool.*, XXXIII, p. 165-224).
1912. STENDELL (W.). — Beiträge zur Kenntniss der *Ænocyten* von *Sphestia Kuchmella* (Zeller) (*Zs. wiss. Zool.*, Leipzig, CII, p. 137-168).
1911. SURCOUF (J.). — Un cas de myase intestinale observé chez le Cheval (*Bull. Muséum Paris*, XVII, p. 414).
1925. SURCOUF (J.) et GUYON (I.). — Recherches préliminaires sur la morphologie et la biologie des larves d'*Æstrides* (*Bull. Soc. ent. France*, n° 4, p. 68-72).

1908. SYOSTEDT (J.). — *Æstridæ* in Syostedts Kilimandjaro dem Meru. Expedition, Uppsala, X, 1908, p. 11-27).
1910. SYOSTEDT (J.). — Wissenschaftliche Ergebnisse der Schwedischen zoologischen Expedition nach dem Kilimandjaro dem Meru und den umgebenden (*Massaistuppen Deutsch. Ostafrikas*, 1905-1906, Stockholm, Bd. II, Abt. 2, p. 11).
- 1920-1921. THOMPSON (R. W.). — Recherches sur les Diptères parasites. I. Les larves des *Sarcophagidæ* (*Bull. biol. de la France et de la Belgique*, LIV, p. 313-463).
1928. THORPE (W. P.). — The elimination of carbone dioxide in the Insecta (*Science*, New-York, LXVIII, p. 433-434).
- 1926a. TOUMANOFF (K.). — Sur la teneur en tyrosinase des différents organes de *Dixippus morosus* Br. (*C. R. Soc. biol.*, XCV, p. 372-374).
- 1926b. TOUMANOFF (K.). — L'action combinée de l'obscurité et de la température sur la mélanogénèse chez *Dixippus morosus* (*C. R. Soc. biol.*, XCIV, p. 565-566).
1918. TOWNSEND (C. A.). — Note on oviposition of *Gastrophilus nasalis* (*Canad. entom.*, London, L, p. 246-248).
1906. TULLOCH (F. M.). — The internal anatomy of *Stomoxys* C. (*Proc. R. Soc.*, London, Bd. LXXVII, p. 523-531).
1925. TURBET (C. R.). — Report by the Government veterinary officer Figi (Vidi) (*Dept. agric. ann. Rept. Suva*, 9-11).
1928. UVAROV (B. P.). — Insect nutrition and metabolism. A summary of the literature (*Trans. Ent. Soc. London*, LXXVI, p. 255-343).
1900. VALLÉ (L.). — Recherches sur les glandes des Diptères (Thèse, Édit. Gérardin, Versailles, 1900, p. 1-80).
1902. VANEY (C.). — Contributions à l'étude des larves et des métamorphoses des Diptères (*Annales de l'Université de Lyon*, fasc. IX, 1902, p. 1-178).
1922. VANEY (C.) et PELOSSE (J.). — Relation entre le sang et la coloration du cocon chez le *Bombyx mori*, CLXXIV, p. 1372-1374.
1929. VANEY (C.) et PELOSSE (J.). — Origine de la coloration naturelle de la soie chez *Bombyx mori* (*C. R. Acad. sc.*, CLXXIV, p. 1566-1568).
1926. VERNE (J.). — Les pigments dans l'organisme animal (Édit. O. Doin, p. 149-190).
1900. VERNON (E.). — Beiträge zur Enocyten Litteratur (*Zool. Anz.*, Leipzig, XXIII, p. 657-661).
1922. WALTER (E.). — Beiträge zur Kenntniss der larven von Hypoderma und Gastrus (*Zool. Jahrb. Iena, Abt. f. Syst.*, XLV, p. 587-608).
1930. WALTON (C. L.). — The occurrence of males of the horse bot fly (*Northw. Nat.*, V, p. 224-226).
1928. WARBURG (O.). — Métabolisme cellulaire et métabolisme des tumeurs (Édit. Félix Alcan, Paris, 2 volumes).
1906. WEINBERG (M.). — Lésions du tube digestif du Cheval par les larves d'Æstres (*C. R. Soc. de biol.*, Paris, LXI, p. 172-173).
1908. WEINBERG (M.). — Substances hémotoxiques sécrétées par les larves d'Æstres (*C. R. Soc. biol.*, Paris, LXV, p. 75-77).
1892. WHEELER (W. M.). — Concerning the blood tissu of the insects (*Psiche*, VI, p. 216-258).
1928. WHITE (G. F.) et DOVE (W. E.). — The causation of creeping eruption (*J. Amer. med. Assoc.*, XC, p. 1701-1704).
1928. WIGGLES WORTH (V. B.). — Digestion in the cockroach. III. The digestion of protein and fats (*Biochem. J.*, Cambridge, XXII, p. 150-161).

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE I

- Fig. 1. — Larve primaire *G. intestinalis*. Coupe longitudinale représentant la zone de formation des cellules trachéales.
- Fig. 2. — Rameau trachéen avec les cellules adipeuses, premier stade. — $\times 115$.
- Fig. 3. — Cellules adipeuses, orientation linéaire des éléments, premier stade. — $\times 100$.
- Fig. 4. — Cellules adipeuses accolées à une trachée, premier stade. — $\times 700$.
- Fig. 5. — Coupe dans la paroi d'un tronc trachéen du corps rouge, formation des petits troncs trachéens même stade. — $\times 1710$.
- Fig. 6, 7, 8, 9, 10. — Formation d'une cellule trachéenne, larve au début du deuxième stade. — $\times 350$.
- Fig. 11. — Cellules trachéales, larve à la fin du deuxième stade. — $\times 115$.
- Fig. 12 et 13. — Coupe dans la paroi du corps, région de la formation des cellules trachéales latérales (œnocytes). — $\times 700$.
- Fig. 14. — Jeunes cellules trachéales latérales (œnocytes). — $\times 700$.
- Fig. 15. — Glandes stigmatiques unicellulaires (impr. acide osmique). — $\times 350$.
- Lettres communes pour toutes les figures : *cg*, cellules adipeuses ; *est*, chambre pré-stigmatique ; *gst*, glandes stigmatiques ; *r*, rectum ; *st*, stigmates ; *ti*, tronc trachéen du corps rouge ; *tt*, tronc trachéen principal du corps rouge. — $\times 35$.

PLANCHE II

- Fig. 16. — Anatomie interne d'une larve âgée de *Gastrophile*. — $\times 10$.
- Fig. 17. — Coupe transversale de la larve. — $\times 19$.
- Fig. 18. — Intestin moyen. Larve âgée, accumulation du fer dans les cellules intestinales. — $\times 115$.
- Fig. 19. — Intestin moyen, nymphe cinq jours, le fer est éliminé avec le corps jaune. — $\times 115$.
- Fig. 20. — Œnocytes bourrées de granules de fer. — $\times 375$.
- Fig. 21. — Organe sensoriel buccal, larve troisième stade. — $\times 375$.
- Fig. 22. — Poil sensitif, larve premier stade. — $\times 540$.
- Lettres communes pour toutes les figures : *a*, anus ; *c*, cœur ; *cg*, cellules adipeuses ; *cr*, corps rouge ; *fe*, fer ; *g*, ganglions nerveux ; *gd*, ganglions dorsaux ; *gs*, glande salivaire ; *gv*, ganglions ventraux ; *im*, intestin moyen ; *ip*, intestin postérieur ; *o*, œsophage ; *œ*, œnocytes ; *p*, proventricule ; *ph*, pharynx ; *sta*, stigmates antérieurs ; *stp*, stigmates postérieurs ; *t*, tronc trachéen intestinal ; *tt*, tronc trachéen principal ; *tm*, tube de Malpighi ; *tr*, tronc trachéen du corps rouge.

PLANCHE III

- Fig. 23. — Gonade, larve jeune au début du deuxième stade. — $\times 540$.
- Fig. 24. — Gonade, larve au début du troisième stade. — $\times 540$.
- Fig. 25. — Coupe longitudinale, larve au troisième stade. — $\times 16$.
- Fig. 26. — Gonade un stade plus avancé. — $\times 310$.
- Fig. 27. — Œnocyte (nymphe de douze jours). — $\times 26$.
- Fig. 28. — Œuf, nymphe de vingt-deux jours. — $\times 26$.
- Lettres communes pour toutes les figures : *cg*, cellules grasses ; *ct*, cellules trachéennes ; *g*, gonade.

PLANCHE IV

- Fig. 29. — Cellule trachéale, organe rouge (coupe transversale), larve deuxième et troisième stades. — $\times 540$.
 Fig. 30. — Cellules trachéales, région postérieure, organe rouge. Larve, troisième stade *G. inermis* (coupe transversale et longitudinale). — $\times 350$.
 Fig. 31. — Cellule trachéale latérale. Enocyte, larve deuxième stade (imprégnation osmique). — $\times 350$.
 Fig. 32. — Cellules adipeuses, larve deuxième stade (imprégnation osmique). — $\times 350$.
 Fig. 33. — Enocytes, larve premier stade. — $\times 700$.
 Fig. 34. — Même cellule, larve, deuxième et troisième stades. — $\times 540$.

Lettres communes pour toutes les figures : *ca*, cytoplasme de la cellule adipeuse ; *ca*, cytoplasme de l'épithélium trachéal ; *i*, couche chitineuse trachéolaire ; *tc*, trachéole intracytoplasmique ; *t*, trachée ; *g*, graisse ; *ne*, noyau de l'épithélium trachéal.

PLANCHE V

- Fig. 35. — Anatomie interne d'un *Gastrophilus* adulte (*G. nasalis*). — $\times 10$.
 Fig. 36. — Organes génitaux femelle. — $\times 30$.
 Fig. 37. — Bouche adulte. — $\times 128$.
 Fig. 38. — Organes génitaux, mâle. — $\times 30$.
 Fig. 39. — Organe antennaire, larve troisième stade. — $\times 0,375$.
 Fig. 40. — Palpe buccale, coupe longitudinale. — $\times 630$.
 Fig. 41. — Intestin postérieur et ampoule rectale. — $\times 15$.
 Fig. 42. — Intestin postérieur et ampoule rectale, disposition anormale des tubes de Malpighi. — $\times 15$.
 Fig. 43. — Intestin postérieur. — $\times 115$.
 Fig. 44. — Intestin moyen. — $\times 115$.
 Fig. 45. — Ampoule rectale, coupe à travers les glandes rectales. — $\times 250$.

Lettres communes pour toutes les figures : *ar*, ampoule rectale ; *de*, canal éjaculateur ; *ga*, glande annexe ; *gc*, ganglions cérébraux ; *gr*, glande rectale ; *gt*, ganglions thoraciques ; *i*, intima ; *im*, intestin moyen ; *ip*, intestin postérieur ; *im*, intestin moyen ; *m*, muscle ; *op*, ovipositeur ; *ov*, ovaire ; *p*, palpes buccaux ; *rs*, réceptacul séminal ; *sa*, sac trachéen abdominal ; *st*, sac trachéen thoracique ; *tm*, tube de Malpighi ; *t*, testicule.

PLANCHE VI

- Fig. 46. — Coupe dans la muqueuse buccale (Cheval), section transversale au milieu du corps d'une larve primaire. — $\times 58$.
 Fig. 47. — Petites larves vues par transparence dans une portion de muqueuse buccale écrasée entre lame et lamelle. On voit à l'extrémité céphalique d'une larve le commencement du sillon qu'elle creuse dans les tissus. — $\times 19$.
 Fig. 48. — Jeunes larves aux deuxième et troisième stades de *G. intestinalis* fixées à la paroi de l'estomac (Cheval).
 Fig. 49. — Larves au troisième stade de *G. intestinalis* fixées à la paroi de l'estomac (dilatation cardiaque) d'un Chien (infestation expérimentale).
 Fig. 50. — Larves au troisième stade.
 Fig. 51. — Larves au deuxième stade (estomac de Cheval).
 Fig. 52. — Jeunes larves au deuxième stade dans le pharynx (fig. 48, 49, 50, 51 et 56, grandeur naturelle).

PLANCHE VII

- Fig. 53. — Larve au troisième stade de *Gastrophilus meridionalis*, vue ventrale et dorsale.
 Fig. 54. — Jeune larve au deuxième stade.
 Fig. 55-56. — La mue et la larve au troisième stade qui l'a abandonnée.
 Fig. 57. — Larve au troisième stade de *Gastrophilus intestinalis* fixée sur une autre larve de la même espèce.

- Fig. 58. — Puparium *G. intestinalis*.
Fig. 59. — — *G. hæmorrhoidalis*.
Fig. 60. — — *G. nasalis*.
Fig. 61. — — *G. inermis*.
Fig. 62. — — *G. pecorum*.
Fig. 63. — — *G. pecorum*.
Fig. 64. — Embryon développé de *G. hæmorrhoidalis* renfermé dans la coque de l'œuf.
Fig. 65. — Le même *G. inermis*.
Fig. 66. — Adulte *G. intestinalis* avec des pattes anormales.
Fig. 67. — Quelques larves anormales de *G. intestinalis*.
Fig. 68. — Larve anormale de *G. hæmorrhoidalis*.
(Figures 53 et 54 agrandies de 1/4; figures 55 à 65, grandeur presque naturelle; figures 66 à 68, agrandies de 1/5).

PLANCHE VIII

- Fig. 69. — *Gastrophilus inermis* (Br), adulte ♂.
Fig. 70. — *G. inermis* (Br), adulte ♀.
Fig. 71. — *G. nasalis* (v), adulte ♂.
Fig. 72. — *G. nasalis* (g), adulte ♂.

Agrandies d'après l'échelle annexée.

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

BOTANIQUE. — Les végétaux du plankton.

GÉOLOGIE. — Le delta du Danube et ses dépôts récents.

Vu et approuvé :

Paris, le 18 février 1932.

LE DOYEN DE LA FACULTÉ DES SCIENCES,
C. MAURAIN.

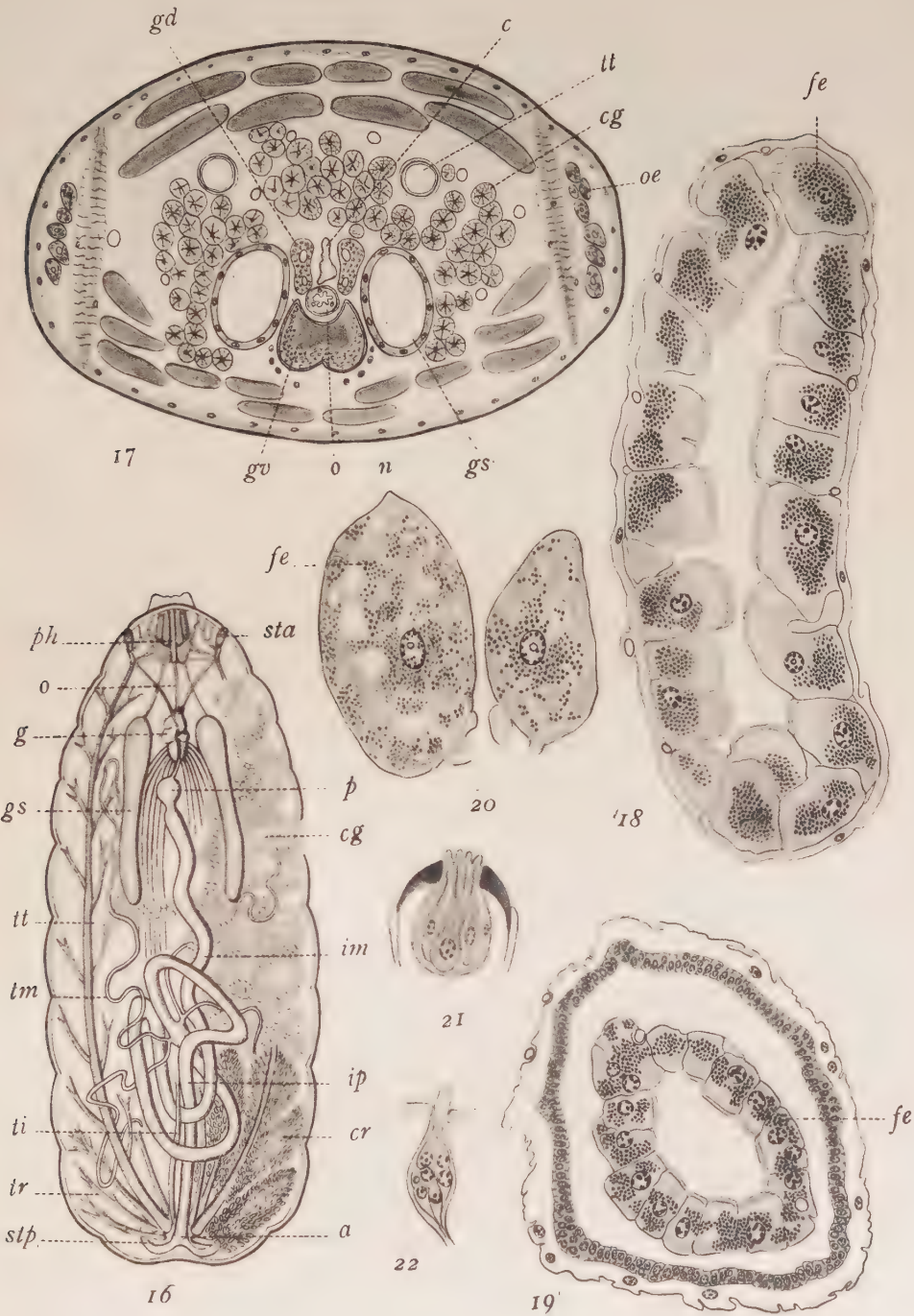
Vu et permis d'imprimer :

POUR LE RECTEUR
DE L'ACADÉMIE DE PARIS,

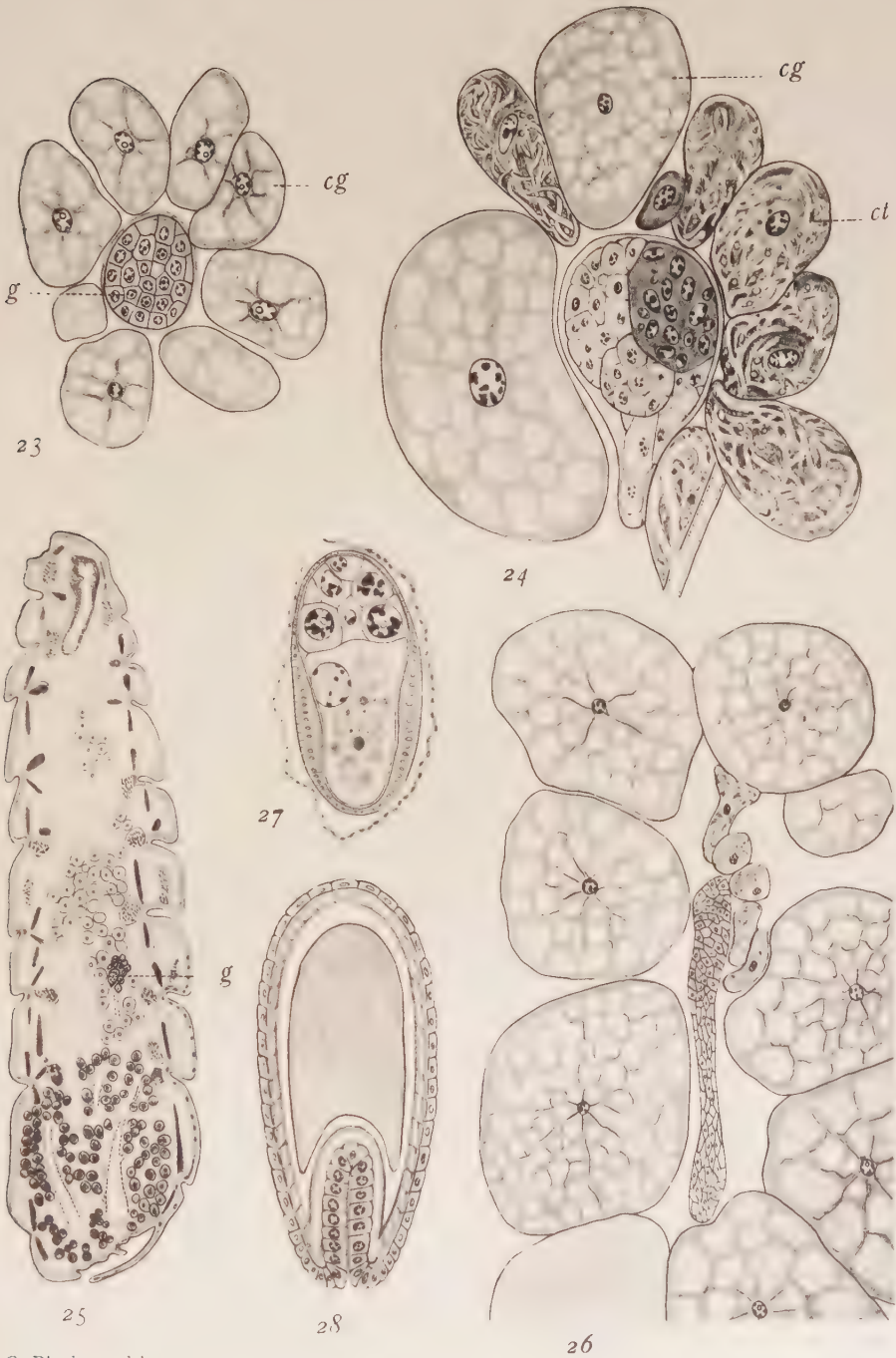
L'INSPECTEUR DE L'ACADÉMIE,
I. PERRON.



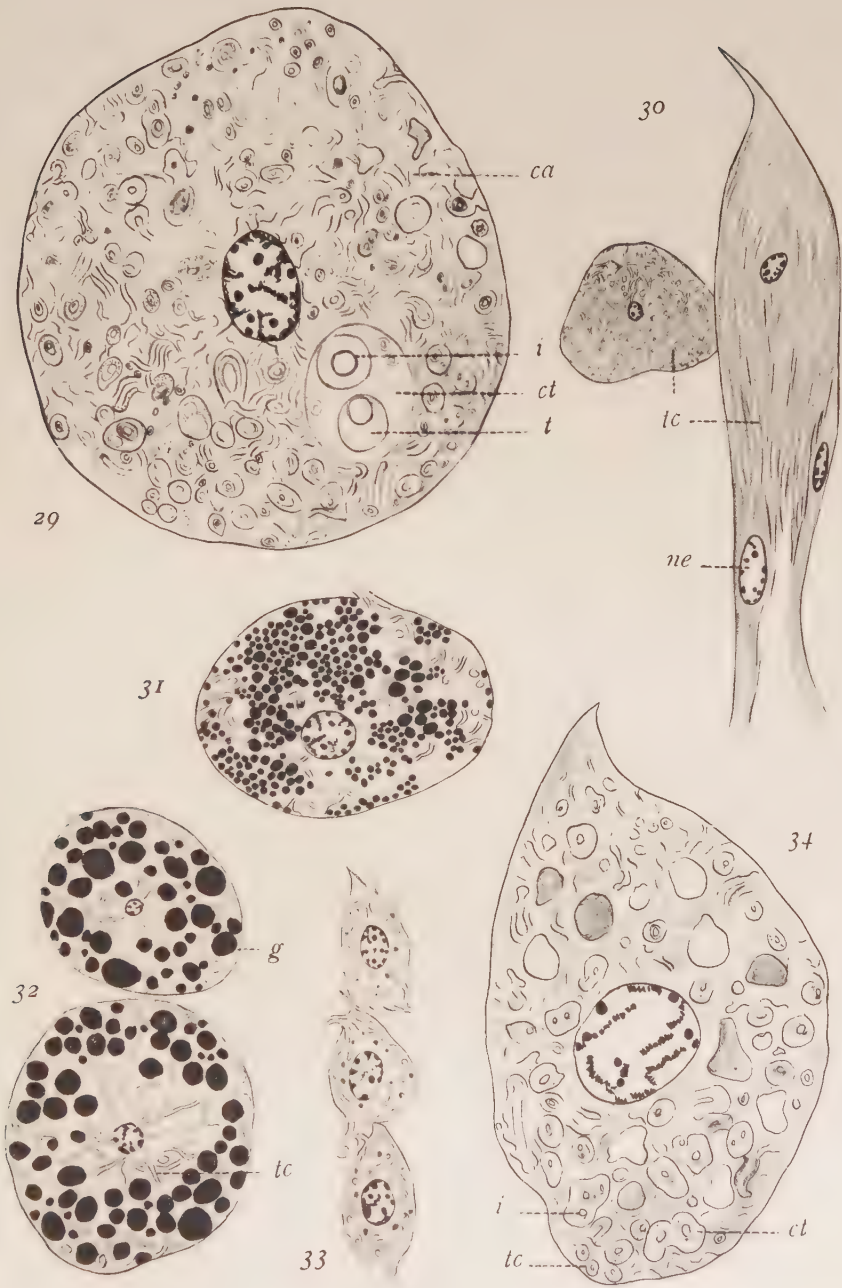
G. Dinulescu, del.



G. Dinulescu, del,



G. Dinulescu, del.



G. Dinulescu, del.



G. Dinulescu, del



46



47

48



49



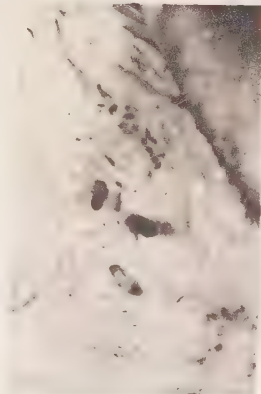
50



51



52



Clichés : H. Fenoit Bazille Paris, D. Weiss Bucarest
et Letnic Bolgrade, Roumanie



53



54



55



56



57



58



59



60



61



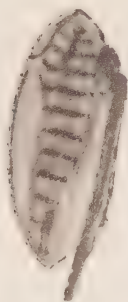
62



63



64



65



66

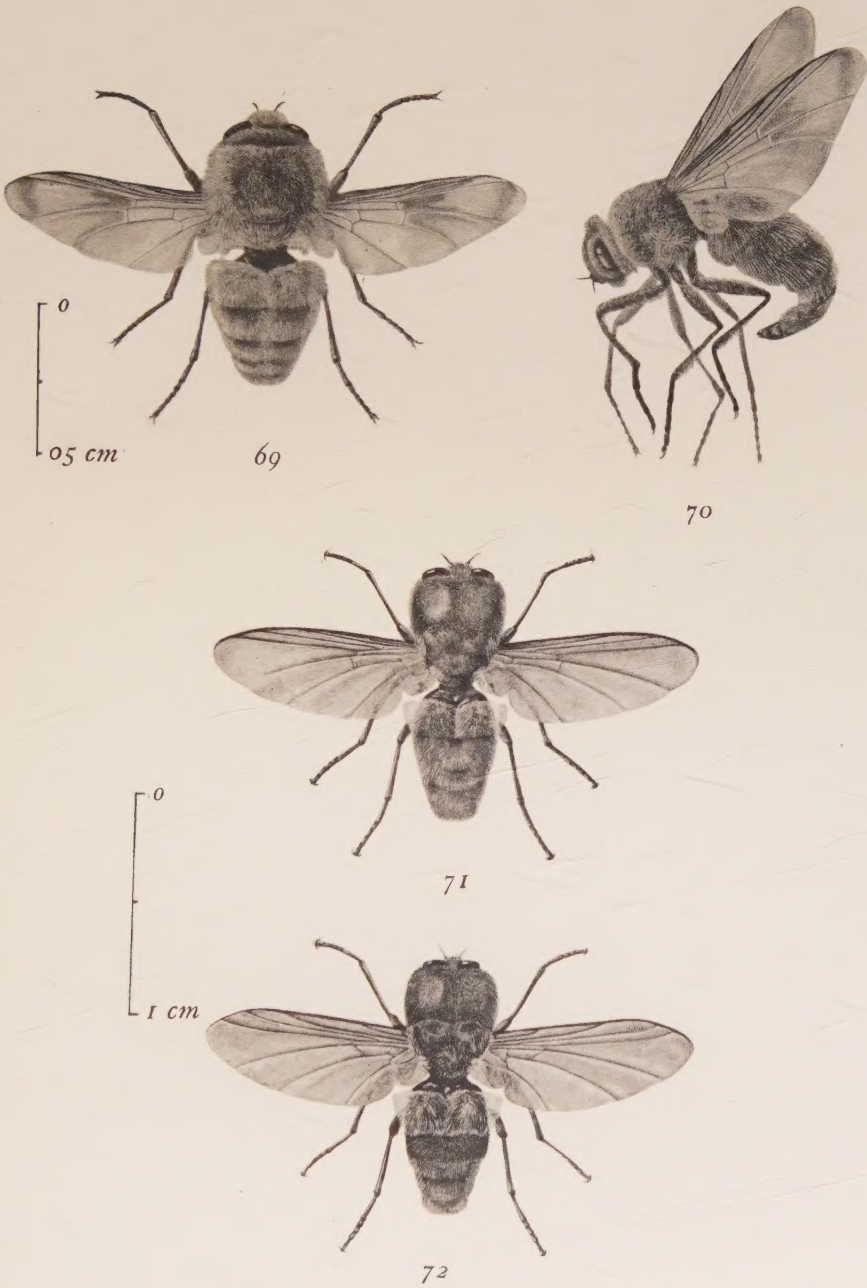


67



68





M^{me} Suzanne Barbés, del.

